U d'/of OTTAWA
39003006006000

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
University of Ottawa

http://www.archive.org/details/contributionlh00calv

UNIVERSITAS
SCIENTIAE
OTTAVIENSIS

E754

CONTRIBUTION A L'HISTOIRE NATURELLE

DES

BRYOZOAIRES ECTOPROCTES

MARINS

Université d'Ottawa
BIBLIOTHEQUES
Université d'Ottawa
University of Ottawa
LIBRARIES
University of Ottawa

UNIVERSITAS
SCIENTIAE
OTTAVIENSIS

TRAVAUX DE L'INSTITUT DE ZOOLOGIE DE MONTPELLIER

ET DE LA STATION MARITIME DE CETTE

DEUXIÈME SÉRIE

MÉMOIRE N° 1. — **Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques gastéropodes hermaphrodites,** par H. ROUZAUD, Maître de conférences à l'Institut de Zoologie, 1885. Grand in-8° de 144 pages avec 8 planches.

MÉMOIRE N° 2. — **Etudes sur quelques points de l'Anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette (Organes sécréteurs du tube et appareil digestif),** par Albert SOULIER, Docteur ès Sciences, Préparateur à l'Institut de Zoologie. Grand in-8° de 310 pages et 10 planches doubles gravées et chromolithographiées. Paris, Octave Doin, éditeur. 1891.

MÉMOIRE N° 3. — **De la Spermatogenèse chez les Crustacés décapodes,** par Armand SABATIER, Doyen de la Faculté des Sciences, Directeur de la Station zoologique de Cette. Grand in-8° de 394 pages avec 10 planches doubles gravées et chromolithographiées. Montpellier, Coulet, libraire-éditeur. Paris, Battaille et Cie, libraires-éditeurs. 1892.

MÉMOIRE N° 4. — **De la Spermatogenèse chez les Poissons Sélaciens,** par Armand SABATIER, Doyen de la Faculté des Sciences, Directeur de l'Institut de Zoologie de Montpellier et de la Station zoologique de Cette. Grand in-8° de 238 pages avec 9 planches. Montpellier, Coulet, libraire-éditeur. Paris, Battaille et Cie, libraires-éditeurs. 1896.

MÉMOIRE N° 5. — **Recherches sur la Faune de l'étang de Thau,** par le Dr GOURRET. Grand in-8° de 55 pages.

MÉMOIRE N° 6. — **Recherches sur les Aphroditiens,** par J.-Gaston DARBOUX, ancien Elève de l'Ecole Normale supérieure, Agrégé de l'Université, Docteur ès Sciences, Préparateur à l'Institut de Zoologie. Grand in-8° de 276 pages avec 83 figures. Lille, Danel. 1899.

MÉMOIRE N° 7. — **Du Tissu conjonctif comme régénérateur des épithéliums,** par Etienne de ROUVILLE, Docteur ès Sciences, Chef des travaux pratiques à l'Institut de Zoologie. Grand in-8° de 164 pages avec 11 planches. Montpellier, Coulet et fils, libraires-éditeurs. Paris, Vigot frères, éditeurs. 1900.

MÉMOIRE N° 8. — **Contribution à l'Histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins,** par Louis CALVET, Docteur ès Sciences, Préparateur à l'Institut de Zoologie. Grand in-8° de 488 pages avec 13 planches doubles gravées et chromolithographiées et 45 figures dans le texte. Montpellier, Coulet et fils, libraires-éditeurs. Paris, Masson et Cie, éditeurs. 1900.

PUBLICATIONS HORS SÉRIE DE L'INSTITUT DE ZOOLOGIE

A. Soulier, Maître de Conférences à l'Institut de Zoologie. — **La Faune marine du département de l'Hérault** (Extrait de la *Géographie de l'Hérault*, publiée par la Société Languedocienne de Géographie).

E. de Rouville, Chef des Travaux pratiques de l'Institut de Zoologie. — **Manuel de Technique microscopique** de Böhm et Oppel. Deuxième traduction française. Vigot frères, éditeurs. Paris, 1898.

— **Manuel Zoologique** d'Emil Selenka. Traduit de l'Allemand. Vigot frères, éditeurs. Paris, 1898.

L. Calvet, Préparateur à l'Institut de Zoologie. — **Monographie (description, synonymie, dessin) des Bryozoaires de la région de Cette** (1).

— **Bryozoaires** (Résultats scientifiques de la campagne du *Caudan* dans le golfe de Gascogne (août-septembre 1895), *Annales de l'Université de Lyon*, 1896.

— **Guide de l'Etudiant dans les travaux pratiques de Zoologie,** à l'usage des candidats au P. C. N. et au Certificat d'Etudes supérieures. — Montpellier, Coulet et fils, libraires-éditeurs. Masson et Cie, éditeurs. 1897.

G. Darboux, Préparateur à l'Institut de Zoologie. — **Sur la prétendue homologie des cirres dorsaux et des élytres dans la famille des Aphroditidæ.** Miscellanées biologiques dédiées au Professeur Alfred Giard, à l'occasion du XXVe anniversaire de la fondation de la Station Zoologique de Wimereux (1874-1899). Paris, 1899.

---

(1) L'Atlas (85 planches) qui accompagnait cette étude systématique, ayant été détruit dans l'incendie de l'Exposition de Montpellier (1886), le texte manuscrit en a été déposé à l'Académie des Sciences de Montpellier. L'auteur n'a pas renoncé à la publication de cette étude, mais il prépare depuis un travail beaucoup plus étendu, qui comprendra tous les Bryozoaires marins des côtes françaises.

PRINCIPALES PUBLICATIONS DE A. SABATIER

1. **Etudes sur le cœur et de la circulation centrale dans la série des vertébrés** (*Anatomie et Physiologie comparées ; Philosophie naturelle*). Ouvrage couronné par l'Institut (Prix de physiologie expérimentale). In-4° de 464 pages avec 16 planches gravées et chromolithographiées, 1873.

2. **Etudes sur la moule commune (Mytilus edulis).** In-4° de 130 pages avec 9 planches en chromo, 1877.

3. **Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la série des vertébrés.** In-4° de 438 pages avec 9 planches gravées et lithographiées, 1880.

4. **Du mécanisme de la respiration chez les Chéloniens.** In-4° de 24 pages avec 2 planches, 1881.

5. **Recueil de mémoires sur la morphologie des éléments sexuels et sur la nature de la sexualité.** In-4° de 425 pages avec 19 planches, 1886.

6. **Essai sur la vie et la mort.** Un volume in-12 de 282 pages formant le volume IV de la Bibliothèque évolutionniste. Paris, Veuve Babé, 1892.

7. **Essai sur l'Immortalité au point de vue du naturalisme évolutionniste.** Conférences faites à l'Université de Genève en avril 1894 et à la Sorbonne en mars 1895. Volume in-32 de 291 pages. Paris, Fischbacher, éditeur, 33, rue de Seine.

M4
3800

A1

Travaux de l'Institut de Zoologie de l'Université de Montpellier
ET DE LA STATION MARITIME DE CETTE
PUBLIÉS PAR MM.

A. SABATIER
Professeur et Directeur

A. SOULIER
Maître de Conférences

NOUVELLE SÉRIE — MÉMOIRE N° 8

CONTRIBUTION A L'HISTOIRE NATURELLE

DES

BRYOZOAIRES ECTOPROCTES

MARINS

7.0
9A
4

PAR

Louis CALVET
DOCTEUR ÈS SCIENCES
PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ D'ALBERTA
BIBLIOTHÈQUES
Université d'Alberta

MONTPELLIER
COULET ET FILS, EDITEURS
Grand-Rue, 5

PARIS
MASSON ET Cie, EDITEURS
Boulevard St-Germain

1900

QL
398
.E2C3
1900

AVANT-PROPOS

Les conclusions exposées dans le présent travail sont le résultat de recherches faites à la Station zoologique de Cette et au laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée de la Faculté des Sciences de Montpellier.

Mes premières observations sur les Bryozoaires marins remontent à 1895. *C'est à cette époque que — concurremment avec une étude sur les Mollusques Nudibranches, dans laquelle j'ai eu un devancier — je m'étais proposé d'établir la faunule des Bryozoaires de la région marine de Cette. La plupart d'entre elles, cependant, sont de dates plus récentes, et doivent être rapportées à ces deux dernières années.*

Grâce à la grande richesse de la faune marine cettoise, les matériaux les plus variés ne m'ont jamais fait défaut. Mes recherches elles-mêmes ont été de beaucoup facilitées par les avantages qu'offre la Station zoologique, où j'ai pu séjourner à plusieurs reprises et à différentes époques de l'année.

La direction aussi bienveillante qu'autorisée, dont j'ai été l'objet de la part de M. le Professeur Sabatier, n'est

pas non plus le moindre facteur dans l'édification de cette étude. Son concours m'a été surtout précieux dans l'interprétation de quelques phénomènes relatifs à la spermatogénèse. Aussi, est-ce avec un très vif sentiment de reconnaissance que je témoigne ma profonde gratitude à mon éducateur zoologique, à mon vénéré Maître, en le priant d'accepter la dédicace de ce modeste travail.

Enfin, j'adresse mes plus sincères remerciements au Conseil général du département de l'Aude, qui a bien voulu m'accorder une subvention en vue de la publication de ce Mémoire.

CONTRIBUTION A L'HISTOIRE NATURELLE

DES

BRYOZOAIRES ECTOPROCTES

MARINS

INTRODUCTION

Depuis 1741, date à laquelle **Jean-André Peyssonnel,** physicien de Marseille, et le célèbre botaniste **Bernard de Jussieu** établirent l'animalité des Flustres, les Bryozoaires ont fait l'objet de nombreux travaux, dont quelques-uns très importants. Toutefois, après une révision bibliographique rapide, on constate combien l'Histoire naturelle des Bryozoaires marins présente de lacunes, et combien sont éparses, en même temps qu'incomplètes, les données que l'on possède sur ce groupe. Quelques monographies, une étude comparée des formes larvaires, due à M. **J. Barrois**, et quelques autres observations disséminées, constituent la base de nos connaissances sur les Bryozoaires marins.

On admet aujourd'hui que ces animaux possèdent la faculté de se multiplier par voie sexuée et par voie de bourgeonnement ; que les polypides, après avoir atteint un certain degré de développement, sont frappés de dégénérescence, et généralement remplacés, tôt ou tard, par de nouveaux polypides ; on reconnaît, enfin, que le premier

membre de la colonie bryozoaire tire son origine d'une larve ciliée. *Métamorphoses larvaires, bourgeonnement, dégénérescence et régénération du polypide* sont, en effet, des expressions bien courantes dans la littérature des Bryozoaires. Mais, autant il y a accord le plus souvent entre les auteurs dans la constatation des faits, autant sont controversées les opinions relatives aux processus qui les accompagnent, lorsque ces processus ne sont pas, toutefois, totalement ignorés.

Etudier les phénomènes de la métamorphose larvaire, après avoir suivi l'évolution embryonnaire, préciser l'origine si discutée du polypide dans les différents cas, établir les causes de la dégénérescence et découvrir la destinée des éléments dégénérés, constituent autant de questions principales qui trouveront leur place dans ce mémoire, et auxquelles je me propose de répondre.

Ce ne sont pas, d'ailleurs, les seuls points de l'Histoire des Bryozoaires sur lesquels ont porté mes recherches : la structure anatomique est mal connue ; l'origine, la morphologie et les fonctions du tissu funiculaire sont également discutées ; la spermatogénèse est un chapitre à peu près neuf de cette Histoire ; il semble bien fondé que les Bryozoaires ectoproctes sont dépourvus de tout appareil excréteur spécial, mais il n'existe que très peu d'observations sur la manière dont l'excrétion s'effectue chez ces animaux ; enfin, les aviculaires, les vibraculaires et les ovicelles sont considérés comme des individualités coloniales, sans que cette opinion soit bien établie. Il m'a donc paru utile de reprendre chacun de ces différents points, chacune de ces différentes questions, et d'apporter à leur solution le résultat de mes observations personnelles.

Dans ce but, je me suis attaché tout d'abord à l'étude d'une espèce-type, afin d'avoir dans la suite une base solide, un terme de comparaison duquel je pourrais rapprocher les faits constatés chez les autres espèces. La *Bugula Sabatieri*, très commune à Cette, m'a servi de point de départ. Sa transparence, son abondance et la facilité avec laquelle on peut se la procurer sont autant de considérations ayant déterminé mon choix.

Suivant de près la méthode que j'ai adoptée dans mes recherches, j'ai divisé le présent travail en deux parties : la première est spécialement consacrée à l'étude monographique de la *Bugula Sabatieri* ; la seconde comprend l'étude comparée de quarante-quatre espèces appartenant aux différentes subdivisions des Ectoproctes, et les

observations relatives à la solution des différentes questions que j'ai déjà rapidement énumérées.

L'amplitude du sujet ne m'a pas permis de me livrer à des comparaisons avec les autres groupes de Bryozoaires. J'estime d'ailleurs que ces rapprochements, dont l'intérêt est très grand sans doute, ne peuvent avoir de résultat utile pour la Science que s'ils reposent sur des faits solidement établis. Or, les Bryozoaires d'eau douce, comme les Entoproctes, sont encore l'objet de discussions.

TECHNIQUE

La variété des recherches auxquelles je me suis livré a nécessité l'emploi de méthodes variées elles-mêmes. Je ne donnerai ici que des indications générales sur ces méthodes, et j'aurai, dans la suite, l'occasion de fournir des renseignements plus précis sur les procédés de technique, à l'aide desquels les résultats exposés auront été obtenus.

Parmi les Bryozoaires étudiés, quelques espèces seulement, à ectocyste cuticulaire ou légèrement calcifié, se prêtent aux observations sur le vivant ; mais celles-ci sont impraticables avec les espèces fortement calcifiées, ou avec celles dont le squelette cuticulaire est rendu opaque par le dépôt de corps étrangers à la surface des colonies. Je n'ai eu recours, d'ailleurs, à ce mode d'observation que pour acquérir une idée d'ensemble sur l'organisation générale et la situation respective des organes entre eux. La plupart de mes recherches ont été faites sur des matériaux conservés après fixation préalable.

Par suite de la nature du squelette chez les espèces à ectocyste imprégné de calcaire, j'ai dû avoir recours à des fixateurs acides, à des fixateurs décalcifiants. De tels réactifs ne s'imposent pas avec les espèces à ectocyste simplement cuticulaire ; mais, même dans ce cas, ils rendent encore de grands services, car il faut toujours compter avec les Diatomées et les Foraminifères à test calcaire, pullulant sur les colonies de Bryozoaires, et dont on ne se débarrasse jamais complètement par de minutieux balayages au pinceau. Après de nombreux essais, j'ai pris comme type de fixateur, le *sublimé acétique*, préparé suivant la formule adoptée par M. le Professeur **Roule** :

Solution aqueuse saturée à chaud de sublimé corrosif .	100 vol.
Acide acétique cristallisable	20 à 25 —

Ce liquide, outre qu'il comporte les colorations les plus diverses, simples ou combinées, donne des fixations générales très fidèles. C'est à lui que j'ai eu le plus souvent recours, et je n'ai jamais eu à me plaindre d'une action ratatinante sur les tissus, inconvénient signalé par quelques auteurs dans les fixations obtenues par les liqueurs à base de sublimé. Cependant, pour les espèces fortement calcifiées, l'action de l'acide acétique est tellement énergique, que la position des feuillets constituant les parois tégumentaires est quelque peu dénaturée par la formation et le dégagement de grosses bulles d'acide carbonique. Il est utile, dans ces conditions, de modérer le pouvoir décalcifiant de ce fixateur. Plusieurs séries d'expériences comparatives m'ont montré qu'il y avait avantage à fixer rapidement, et à ne décalcifier que lentement, mais progressivement. J'ai donc employé, dans les fixations par le sublimé acétique, une solution de sublimé d'abord faiblement acétifiée, à laquelle je substituais des solutions où le titre de l'acide acétique était graduellement augmenté, jusqu'à ce que les proportions du liquide de **Roule** fussent atteintes.

J'ai employé aussi bon nombre de fixateurs à base d'acide chromique et à base d'acide picrique [1]. *L'acide chromo-acétique* et *l'acide chromo-nitrique* (liq. de **Perenyi**) m'ont donné parfois quelques bons résultats, inférieurs cependant à ceux obtenus avec le liquide de **Roule**. Les mélanges *chromo-acéto-osmiques* de **Flemming** (mélange faible et mélange fort) ont été utilisés pour la démonstration des phénomènes nucléaires relatifs à la spermatogénèse, mais avec peu de succès. Je leur ai substitué l'action successive de deux solutions *chromo-chlorhydriques* que je composais ainsi :

A	Acide chromique, solut. aqueuse à	0.35 0/0	— 100 vol.
	Acide chlorhydrique, —	3 0/0	— 1 —
B	Acide chromique, solut. aqueuse à	0.2 0/0	— 100 vol.
	Acide chlorhydrique, —	5 0/0	— 1 —

Les matériaux fixés dans ces deux solutions ont l'avantage, sur ceux traités par les mélanges *chromo-acéto-osmiques*, de ne pas être noircis par l'acide osmique, et les figures nucléaires y sont aussi

---

[1] Les formules de ces différents fixateurs ont été prises dans le *Traité des Méthodes techniques de* **Bolles Lee** et **Henneguy**, 2e édit., 1896.

fidèlement conservées. Les *acides picro-chlorhydrique* et *picro-nitrique* de **Mayer** m'ont donné également de bonnes fixations.

Une fois la fixation obtenue, et après un lavage approprié dans l'eau courante ou l'alcool, les colonies ou parties de colonies ont été déshydratées dans la série des alcools, incluses dans la paraffine avec passage transitoire dans le toluol ou le xylol, et finalement, débitées en coupes minces à l'aide des microtomes de **Dumaige** ou de **Minot**. Celles-ci ont été collées sur lame à l'albumine glycérinée, après déplissement par l'eau distillée sur la platine chauffante toutes les fois qu'il y avait lieu.

J'ai pratiqué, à peu près toujours, les colorations sur lame, estimant qu'il était avantageux de pouvoir en surveiller les progrès et en arrêter l'action en temps voulu. Le colorant que j'ai le plus souvent employé est l'*hématoxyline* de **Delafield** en solution faible, soit seule, soit combinée à l'*éosine* ou à la *safranine*, suivant les cas. J'ai obtenu de très bonnes colorations par le *carmin boracique alcoolique* de **Grenacher**, avec les matériaux fixés au sublimé acétique ou avec les mélanges chromo-chlorhydriques A et B. La *safranine anilinée* de **Babes**, comme colorant simple ou dans les colorations combinées, avec le *kernschwarz* ou avec le *violet de gentiane* et l'*orange G*, de **Grübler**, a été surtout employée avec les matériaux fixés par les liqueurs de **Flemming**. J'ai encore fait usage dans ces derniers temps du *bleu polychrome* de **Unna** [1], qui, quel que soit le mode de fixation, donne une remarquable différenciation des tissus, en même temps qu'il peut être considéré comme un des meilleurs colorants nucléaires.

Enfin, les préparations ont été montées au baume de Canada.

---

[1] C'est dans le laboratoire d'histologie de la Faculté de Médecine de Montpellier, dirigé par M. le Professeur **Vialleton**, que je me suis familiarisé avec l'emploi de ce colorant.

TERMINOLOGIE

Tous les Bryozoaires possèdent la faculté de se multiplier par voie de bourgeonnement, et, sauf l'exception présentée par les différentes espèces du genre *Loxosoma*, les individus ainsi produits ne se séparent pas de l'organisme maternel, auquel ils restent unis pendant toute la durée de leur existence ; ils forment ainsi des colonies dont la forme est soumise au mode de bourgeonnement.

Ces colonies ont reçu successivement de la plupart des auteurs anglais les noms de « *polyzoarium* » ou de « *zoarium* », tandis que ces mêmes auteurs ont donné les noms de « *cell* » ou de « *zoœcium* » aux divers membres de la colonie, les appliquant, tantôt à l'ensemble des parties constitutives de chacun de ses membres, tantôt seulement à la loge tégumentaire. Le tube digestif a été appelé d'abord « *polype* » et, plus récemment, « *polypide* ».

Cette terminologie, généralement adoptée, a été traduite dans différentes langues. Cependant, **Reichert** et **Nitsche** en Allemagne, ayant repris les idées émises par **Allman** en Angleterre et soutenues par **Leuckart,** sur la valeur de chacune des parties constitutives des zoécies, ont voulu marquer la double individualité qu'ils supposaient exister dans chaque zoécie. Sous les noms de « *brutkapsel* » (**Reichert**), « *cystid* » (**Nitsche**), ils ont désigné le système tégumentaire de la zoécie, et par les noms de « *bryozoïd* » (**Reichert**), et « *polypid* » (**Nitsche**), le tube digestif et ses dépendances qu'ils considéraient comme formant une individualité différente de celle du « *brutkapsel* » ou du « *cystid* », dont il dérive par bourgeonnement.

Les théories d'**Allman, Leuckart, Reichert** et **Nitsche** sont aujourd'hui définitivement abandonnées, et chaque membre de la colonie est regardé comme ne représentant qu'une seule et même individualité ; les différentes individualités de ces auteurs ne sont plus considérées que comme de simples organes de l'individu zoécial.

M. **Prouho** 92) a montré l'imperfection d'une semblable terminologie. Suivant la marche adoptée par M. **Lacaze-Duthiers** dans son *Histoire naturelle du Corail*, il a donné le nom d'*oozoïte* au premier membre de la colonie, issu de la métamorphose de la larve, tandis que tous les autres individus de la colonie, dérivés de l'oozoïte par blastogénèse, ont reçu le nom de *blastozoïtes*. Enfin, M. **Prouho** ne donne le nom de *zoécie* qu'à l'enveloppe squelettique du *bryozoïte* (blastozoïte ou oozoïte), et applique la dénomination de *polypide* à « l'ensemble des organes digestifs, nerveux et musculaires, soumis au phénomène périodique de l'histolyse et du renouvellement, naissant tous d'une même ébauche ».

J'accepte les significations plus restreintes données par cet auteur aux termes de *polypide* et de *zoécie* ; je conserve aussi les dénominations d'*oozoïte*, *blastozoïte* et *bryozoïte*, avec la légère modification que leur a fait subir M. le Professeur **Perrier** dans son *Traité de Zoologie générale* (pp. 43, 44 et 1464). Je désignerai donc, sous le nom d'*oozoïde*, le premier individu de la colonie provenant directement de la métamorphose de la larve, la « *primary cell* » des auteurs anglais ; sous le nom de *blastozoïdes*, les différents membres de la colonie issus par bourgeonnement, soit de l'oozoïde, soit de blastozoïdes préexistants, soit encore d'un *stolon* prolifère issu lui-même de l'oozoïde. Ces différents individus, oozoïde et blastozoïdes, recevront la dénomination plus générale de *bryozoïdes*, et leur association, celle de *bryarium*.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE MONOGRAPHIQUE DE LA *BUGULA SABATIERI*, L. Calvet, 1900

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE EXTERNE — RÉVISION SYSTÉMATIQUE DE QUELQUES ESPÈCES DU GENRE *BUGULA*

J'avais supposé tout d'abord que l'espèce dont je vais m'occuper était une simple variété de la *Bugula flabellata*, Thompson. Elle se rapproche beaucoup, en effet, de *Bugula avicularia*, forma *flabellata*, Smitt, que les auteurs ont rangée, très probablement à tort, dans l'espèce *B. flabellata*, Thomp. Les divers caractères fournis par les zoécies et les ovicelles, et surtout, celui tiré de l'absence d'aviculaires sur les zoécies non marginales, m'ont fait rejeter une telle détermination, et considérer cette Bugule comme une espèce nouvelle, à laquelle je suis heureux d'attacher le nom de mon savant Maître, M. le Professeur Sabatier.

§ 1er. — Diagnose

Les caractères systématiques de la *Bugula Sabatieri* sont les suivants :

Zoécies disposées sur plusieurs rangées longitudinales (1-9), formant une colonie ramifiée, dont les branches, rétrécies à la base,

s'élargissent graduellement jusqu'au niveau des dichotomisations. Les rameaux, ayant une disposition flabellée, donnent au jeune bryarium la forme d'une coupe ou d'un entonnoir (Pl. I, fig. 1), tandis que la colonie adulte a un port faiblement turbiné.

La face frontale des zoécies est entièrement occupée par l'aréa (fig. 1 du texte), à l'extrémité supérieure de laquelle se trouve l'orifice zoécial. Chaque zoécie porte deux épines, quelquefois

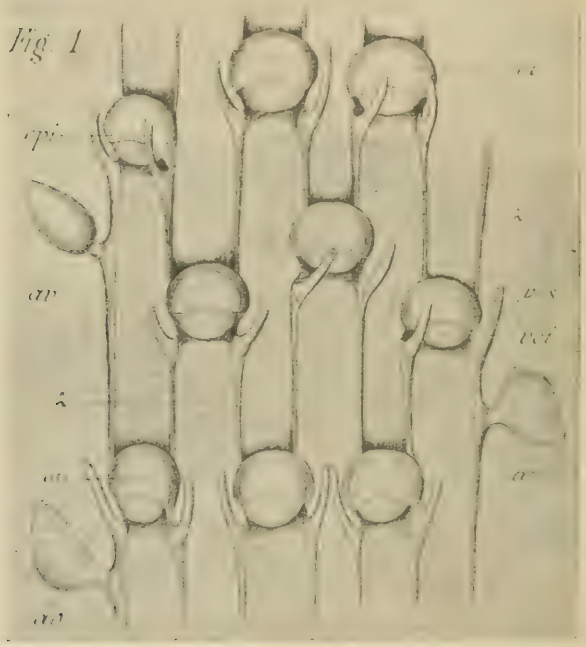


Fig. 1. — Portion de rameau d'une colonie de *Bugula Sabatieri* vu frontalement. — *z*, zoécie ; *av*, aviculaire ; *ov*, ovicelle ; *epi*, épines ; *vos*, vésicule supérieure de l'ovicelle ; *voi*, vésicule inférieure.

trois, rarement quatre, de longueur variable, situées sur le bord zoécial supérieur : une ou deux de chaque côté, quand il y en a deux ou quatre, ou bien deux à l'angle supérieur externe et une à l'angle supérieur interne des zoécies marginales, lorsqu'elles en possèdent trois.

Seules, les zoécies marginales sont pourvues d'un aviculaire porté par le bord latéral externe de l'aréa et non loin de l'extrémité

supérieure. La tête de l'aviculaire est un peu aplatie et le bec légèrement recourbé, mais non crochu (fig. 2 du texte).

Les ovicelles sont à peu près sphériques (fig. 1 du texte, *ov*). La vésicule supérieure (*vos*), dont l'ectocyste externe est calcifié,

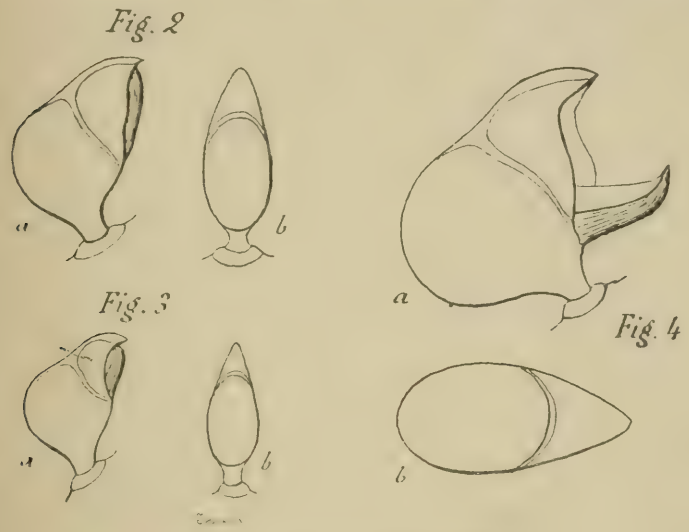


Fig. 2. — Aviculaire de *Bugula Sabatieri*.
Fig. 3. — — — *avicularia*.
Fig. 4. — — — *flabellata*.
a) Vu latéralement ; *b*) vu dorsalement.

forme une sorte de casque relevé frontalement, ne recouvrant jamais plus des deux tiers de la vésicule inférieure (*voi*).

A l'état frais, la colonie a une couleur jaune d'or, très accusée au moment de la présence des embryons dans les ovicelles, et mouchetée de ponctuations rouge-brun, dues à la coloration des cœcums stomacaux des polypides actifs et à celle des corps bruns.

§ 2. — Habitat

Cette espèce est très abondante dans l'étang de Thau, où elle vit à des profondeurs de 1 à 6 mètres, fixée aux feuilles de *Zostera marina*. Elle habite aussi les canaux de Cette, dans les différents points où elle peut trouver un abri contre l'action des courants ;

elle est très fréquente dans les parcs à huîtres du bassin de la gare et du canal de la Bordigue, fixée aux tonneaux supportant les claies ou contre ces dernières.

§ 3. — Révision systématique des espèces du g. *BUGULA* habitant la région marine de Cette

Il y aurait peut-être lieu de se montrer surpris des hésitations que j'ai éprouvées dans la détermination de la *Bugula Sabatieri*, et je me hâte d'ajouter qu'il existe une certaine confusion dans les diagnoses de quelques-unes des espèces du genre *Bugula*, Oken. La cause en réside dans l'insuffisance des descriptions ou dans le mauvais choix des caractères spécifiques. Il ne me paraît donc pas inutile de préciser ces caractères pour les différentes Bugules que l'on trouve dans la région de Cette, et dont j'aurai à m'occuper au cours de la seconde partie de ce travail.

Ces espèces, au nombre de cinq, sont : *Bugula neritina*, L. ; *B. avicularia*, L. ; *B. Sabatieri*, L. Calvet ; *B. calathus*, Norman, et *B. turbinata*, Alder.

1° Bugula neritina, Linné.

La *B. neritina* est bien caractérisée par la disposition bisériée alternante des zoécies, et la coloration de la colonie due à la présence d'un pigment variant du vert-jaune au rouge-brun foncé. Dans tous les échantillons de la Méditerranée, les zoécies sont dépourvues d'aviculaires [1] ; elles ont une forme rectangulaire et l'aréa frontale occupe presque toute la longueur de la zoécie.

Les ovicelles, naissant sur le bord latéral interne de la zoécie, sont sphériques et très proéminentes à la surface de la colonie.

Cette espèce abonde dans les canaux de Cette, attachée par ses fibres radicales aux murs des quais, dans l'étang de Thau, sur les feuilles des Zostères et sur les Cystoseires, etc... ; enfin, on la trouve encore sur quelques algues de la région marine côtière.

---

[1] M. **A. W. Waters** a décrit une forme australienne de cette espèce pourvue d'aviculaires.

2° Bugula avicularia, Linné.

Par son port faiblement turbiné, elle pourrait être confondue avec la *B. turbinata*, Alder, dont elle diffère par la disposition bisériée alternante des zoécies. Celles-ci ont une forme sub-rectangulaire, légèrement rétrécie à la base ; elles sont armées le plus souvent de trois épines, deux à l'angle supérieur externe et une à l'angle supérieur interne ; mais il n'est pas rare de ne trouver que deux épines, une de chaque côté, dans les zoécies ovicellées. L'aréa frontale n'occupe pas toute la longueur de la zoécie et ses dimensions sont très variables.

Chaque zoécie possède un aviculaire assez fort, comprimé latéralement, à bec légèrement crochu, mais non fortement allongé (fig. 3 du texte) ; il est porté par le bord latéral externe de l'aréa et est situé à peu près à égale distance des deux extrémités de la zoécie.

Les ovicelles, dépourvues de toute ornementation, sont sphériques. Le casque formé par la vésicule supérieure recouvre environ les deux tiers de la portion frontale de la vésicule inférieure.

Elle habite les mêmes localités que la *Bugula neritina*.

3° Bugula Sabatieri, L. Calvet

J'ai déjà indiqué les caractères de cette espèce. Ses aviculaires (fig. 2 du texte) ressemblent beaucoup à ceux de *B. avicularia* ; ils sont cependant un peu plus forts, et le bec y est plus allongé et moins recourbé que dans ces derniers. La disposition plurisériée la distingue de *B. avicularia* ; d'autre part, elle ne peut être rapprochée de *B. calathus*, *B. turbinata*, ou *B. flabellata*, qui ont aussi une disposition plurisériée, par suite de l'absence complète de petits aviculaires que possèdent ces dernières espèces sur les zoécies non marginales. Pour la même raison, la *B. avicularia* forma *flabellata*, Smitt, s'éloigne de l'espèce *B. flabellata*, Thompson, et je la considère comme devant être rapportée à *B. Sabatieri*.

4. Bugula calathus, Norman

Norman [1] définit cette espèce ainsi :

« Polyzoary consisting of a number of strap-formed, dichotomously dividing branches, spreading regularly round on all sides from the base, and forming an elegantly shaped shallowcup, all the straps generally of about egal length : drying of a yellowisch horn colour. Cells in about 6-8 rows, oblong above, with two stout, blunt spines at each angle. Ovicells globular, large, imperforate, smooth, polished, with a raised, thread-like, transverse line near their base. Lateral avicularia large ; small avicularia here and there on the margins of the inner cells. Height of a large specimen three fifths of an inch, diameter one inch and a quarter. »

Cette diagnose se rapproche beaucoup évidemment de la description donnée par les différents auteurs de *B. flabellata*, Th. **Norman**, lui-même, est obligé de reconnaître qu'il n'existe entre ces deux espèces que des différences basées sur des caractères d'ordre secondaire, tels que les plus grandes dimensions des ovicelles et des aviculaires, et la longueur plus faible des épines dans *B. calathus*, par rapport à celles de *B. flabellata*. Enfin, **Norman** les distingue encore à la couleur du bryarium à l'état sec.

Hincks (80 [2], p. 82-84, pl. XI, fig. 4-6) sépare aussi ces deux espèces, bien qu'il admette qu'elles se rapprochent beaucoup l'une de l'autre par la plupart de leurs caractères morphologiques.

Vigelius (86, p. 503-506) a étudié l'ontogénie d'une Bugule commune à la Station zoologique de Naples sous le nom de *B. flabellata*, Th.. Il la sépare de cette dernière espèce et la range dans *B. calathus*, Norm., pour les mêmes motifs invoqués par **Norman** et **Hincks** : il rejette, cependant, le caractère tiré de la coloration de la colonie, comme étant étroitement lié aux variations de l'état des polypides.

---

[1] **Norman.** — *On rare British Polyzoa*. Quart. Journ. Micr. Sc. vol. VIII, p. 218, 1868.

[2] Les chiffres venant immédiatement après les noms d'auteurs reportent à l'index bibliographique, en même temps qu'ils indiquent l'année à laquelle a été publié le Mémoire auquel il est fait allusion.

J'ai trouvé dans la région de Cette une sorte de Bugule se rapportant bien aux caractères indiqués par **Norman** pour *B. calathus*, et, bien mieux encore, à la description et aux dessins donnés par **Hincks** pour cette dernière espèce. Son embryogénie, la structure de sa larve, m'ont démontré que c'était la même forme que **Vigelius** avait étudiée à Naples. Je possède, d'autre part, plusieurs échantillons de *B. flabellata*, Tu., provenant de Tati-Hou (Manche), d'où ils me furent rapportés par M. Sabatier, à qui M. le Professeur Perrier les avait donnés. L'étude comparée de ces deux formes m'a montré une identité presque absolue dans les caractères zoéciaux. Dans les deux cas, les zoécies, disposées sur 4-8 rangées, sont d'une largeur à peu près uniforme et l'aréa y occupe toute la face frontale ; elles portent deux épines à chaque angle supérieur, à l'exception des zoécies marginales qui, pour la plupart, portent trois épines à l'angle supérieur externe et deux seulement à l'angle supérieur interne. Dans les deux espèces, il y a deux sortes d'aviculaires, les uns, grands, situés sur le bord externe de l'aréa dans les zoécies marginales, les autres, petits, placés sur un des bords latéraux de quelques zoécies non marginales, toutes n'en possédant pas.

Malgré cette grande similitude, il n'est pas possible qu'un œil exercé à la détermination des Bugules puisse confondre ces deux espèces. Et d'abord, il existe entre les colonies adultes une différence dans le port, bien suffisante pour les distinguer l'une de l'autre ; tandis, en effet, que le bryarium de *B. calathus* a des rameaux simplement flabellés et disposés en forme de coupe, ceux de *B. flabellata* ont un port flabellé beaucoup plus vigoureux et les dernières branches y sont franchement convolutées, de manière qu'elles viennent occuper le centre de la coupe et donner à la colonie un aspect légèrement turbiné. De même, les grands aviculaires sont loin d'avoir la même forme et les mêmes dimensions. Dans la *B. calathus* méditerranéenne, l'aviculaire (fig. 5 du texte), fortement comprimé latéralement, a un contour supérieur régulier et la portion mandibulaire semble être confondue avec la portion crânienne. Dans la *B. flabellata* de la Manche (fig. 4 du texte), les deux régions, mandibulaire et crânienne, sont distinctes et le contour de cette dernière est plus fortement convexe que dans *B. calathus*. Il suffira, enfin, de comparer les figures 4 et 5 du texte, qui ont été dessinées à la chambre claire, vues avec les mêmes

grossissements, pour constater qu'il existe, dans la forme et dans les dimensions des grands aviculaires, des différences suffisamment prononcées pour que ces deux espèces ne puissent être confondues.

La morphologie externe des larves aurait apporté, sans doute, un argument d'une tout autre valeur dans la distinction de ces deux Bugules : mais je n'ai pas encore pu obtenir pour *B. calathus* des éclosions de larves dans les échantillons élevés en aquarium, et les spécimens de *B. flabellata* que je possède, m'ont été remis conservés dans l'alcool.

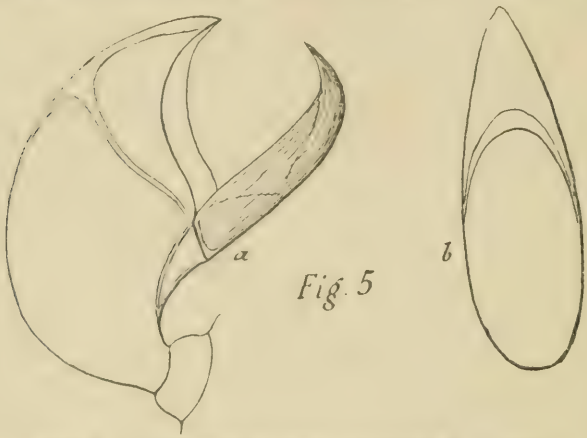


Fig. 5. — *Aviculaire des zoécies marginales de* B. calathus, Norman : *a*) vu latéralement : *b*) vu dorsalement.

Cette espèce est assez fréquente dans les profondeurs de 20 à 40 mètres, où elle habite fixée le plus souvent sur les rameaux de *Cellaria fistulosa* (bryozoaire très abondant dans la zone à Microcosmes) ; on la trouve quelquefois aussi portée par la carapace de *Pisa Gibsii* et *Maia verruculata*.

5° Bugula turbinata, Alder.

Les nombreux échantillons de cette espèce que j'ai recueillis dans la région de Cette, répondent aux différents caractères donnés par **Hincks** (80, p. 77, pl. X, fig. 5-8), à l'exception, toutefois, de celui tiré du nombre des épines. Ainsi :

Les zoécies sont bisériées à la base de chaque rameau, et le nombre de ces séries va augmentant au fur et à mesure que l'on gagne l'extrémité du rameau, où il peut être de six.

Les aviculaires, qui, suivant **Hincks**, fournissent le caractère le plus important dans la détermination de *B. turbinata*, sont conformes à la description et aux dessins qu'il en donne. Ils sont de deux sortes : les uns, petits, portés par un des bords latéraux de

l'aréa des zoécies non marginales, les autres, grands, sont portés par le bord latéral externe de l'aréa des zoécies marginales. Ces derniers ont une tête fortement renflée, un bec court et très crochu (fig. 6 du texte).

Fig. 6

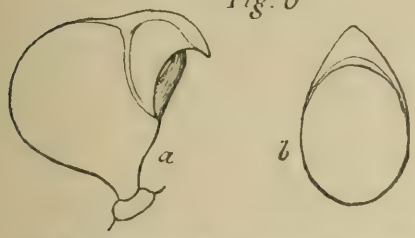


Fig. 6. — Aviculaire des zoécies marginales de *B. turbinata*, Alder.
— *a*, vu latéralement ; *b*, vu normalement.

Les ovicelles sont presque sphériques, mais le casque recouvre les deux tiers de la vésicule inférieure et présente un bord frontal hyalin pourvu d'un épaississement médian en forme de bouton.

Le nombre des épines, qui est de deux, suivant Hincks, une à chaque sommet supérieur de la frontale zoéciale, est ici de trois, dont deux externes et une interne dans les zoécies marginales.

Cette espèce, qui, à l'état adulte, est bien caractérisée par le port franchement turbiné des rameaux de la colonie, se distingue de *B. calathus* et de *B. flabellata*, par la forme de ses grands aviculaires. Elle n'a pas encore été signalée, je crois, dans la Méditerranée. Elle n'est pas rare à Cette, dans les profondeurs de 20 à 50 mètres, où elle vit fixée aux stolons des Phallusies et des Microcosmes, sur la carapace de *Maia squinado*, *Maia verrucosa* et *Pisa Gibsii*, ainsi que sur les tubes de *Protula Meilhaci*.

CHAPITRE II

STRUCTURE DU BRYOZOÏDE ADULTE

Il ne sera question ici que du bryozoïde adulte normal, pourvu par conséquent de tous ses organes en état d'activité fonctionnelle.

Un tel bryozoïde présente à considérer :

1° un *système tégumentaire*, limitant une cavité, la *cavité générale ;*

2° le tube digestif et ses annexes, c'est-à-dire le *polypide*, occupant l'axe de cette cavité ;

3° divers éléments figurés baignant au sein du liquide que renferme la cavité générale ; ces éléments et le milieu dans lequel ils se trouvent seront étudiés sous la dénomination de *contenu de la cavité générale*.

I. — Système tégumentaire

Le contour à peu près nettement défini que possèdent les bryozoïdes d'une colonie de *B. Sabatieri*, est dû à l'existence d'une membrane cuticulaire limitante, en partie calcifiée. Elle forme à elle seule la zoécie telle que je l'ai définie, et, par sa continuité avec la membrane cuticulaire des zoécies voisines, constitue le squelette colonial.

La cuticule squelettique est doublée intérieurement d'une très fine membrane épithéliale, à laquelle on donne le nom d'*endocyste*, par opposition à celui d'*ectocyste* donné à l'enveloppe cuticulaire.

§ 1er. — Ectocyste

Le squelette du bryozoïde, la *zoécie*, a une forme pouvant être ramenée à celle d'un parallélipipède à base rectangulaire. Elle pré-

sente donc six faces, opposées et parallèles deux à deux. L'une porte à une de ses extrémités, l'extrémité supérieure, l'orifice zoécial ; c'est la *face antérieure* ou *frontale*, tandis que celle qui lui est opposée est appelée *face postérieure* ou *dorsale*. Les deux autres grandes faces sont dites *latérales, droite* et *gauche ;* et des deux dernières, beaucoup plus petites que les précédentes et légèrement obliques par rapport aux faces antérieure et postérieure, l'une est *supérieure* et l'autre *inférieure*.

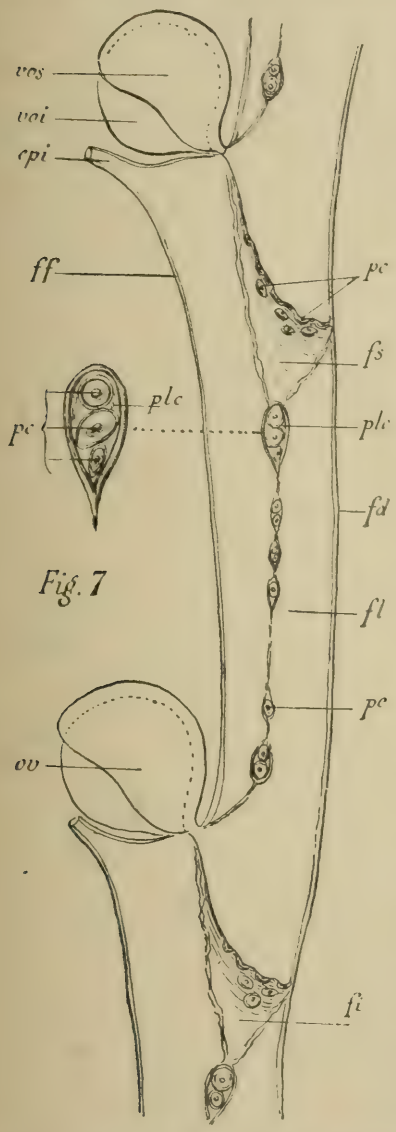


Fig. 7. — *Bugula Sabatieri* : *ff*, face frontale de la zoécie : *fd*, face dorsale : *fl*, face latérale : *fs*, face supérieure *fi*, face inférieure : *p c*, pores de communication : *p l c*, plaques de communication : *ov*, ovicelle : *vos*, vésicule inférieure : *epi*, épines. (La préparation a été obtenue par la dissociation d'un rameau colonial traité par l'eau de Javel).

La cuticule zoéciale est imprégnée de calcaire, mais de manière inégale sur les différentes faces, dont la résistance est en rapport avec le degré de calcification. Les faces latérales, supérieure, inférieure et dorsale, sont à peu près également calcifiées sur toute leur étendue. Il n'en est pas de même pour la face frontale, qui, imprégnée seulement de calcaire sur les bords, présente une partie essentiellement membraneuse, l'*aréa* frontale.

Par l'action de la potasse caustique ou de l'eau de Javel, on peut débarrasser le squelette colonial des organes qu'il protège et constater, beaucoup plus facilement qu'à l'état normal, l'existence dans l'ectocyste des parois latérales, supérieure et inférieure, d'un certain nombre de

petits orifices, groupés ou isolés, faisant communiquer les cavités générales entre elles. Ces orifices, auxquels certains auteurs attribuent une importance systématique, ont reçu de **Smitt** (67) le nom de *pores de communication* (« *communicationsporerna* »), auquel ont été substitués successivement ceux de *plaques en rosette* (« rosettenplatten », **Reichert** (69), **Nitsche** (71) — « *roseltten plates* », la plupart des auteurs anglais), *plaques de communication* (« communication-plates », **Hincks** (80)), *septules* (**Jullien**), etc... Dans l'espece dont il s'agit, on observe que le nombre et la disposition des pores de communication sont variables. Les faces latérales (fig. 7 du texte, *fl*) sont pourvues de huit à douze petits orifices circulaires (*pc*), auxquels je réserve le nom de *pores de communication ;* ils sont situés au centre d'une dépression circulaire ou elliptique, à bord épaissi et chitineux. Ces sortes de disques sont disposés en une série linéaire et peuvent être groupés, au nombre de deux ou trois, dans un espace arrondi ou allongé à l'une des extrémités, limité lui-même par un épaississement cuticulaire (*plc*). La dénomination de *plaques de communication* doit être donnée à de semblables espaces qui renferment deux ou trois pores de communication. Les faces supérieure et inférieure ne comprennent que des pores isolés, en occupant toute la partie centrale (fig. 7 du texte, *fs*, *fi*).

§ 2. — Endocyste

On n'observe que très difficilement l'endocyste sur le vivant, sans opération préalable ; aussi est-ce dans les coupes histologiques ou, mieux encore, sur les colonies vivantes colorées par le vert de méthyle ou le carmin de Schneider, que l'on peut acquérir une idée approximative de sa structure.

Sur les coupes histologiques, l'endocyste adhérant faiblement à la cuticule dans la région dorsale, il n'est pas rare d'en trouver des lambeaux coupés tangentiellement (Pl. II, fig. 16, *ep*). Sur de semblables préparations, on constate qu'il est formé par une fine membrane faiblement colorée par les divers réactifs, sur laquelle on distingue des noyaux assez éloignés les uns des autres. Autour de ceux-ci, on découvre une zone de fines granulations formant un réticulum, dont les mailles s'élargissent au fur et à mesure qu'elles s'éloignent du noyau, paraissant se mettre en relation avec les

tractus granuleux des noyaux voisins. Une mince membrane nucléée, dans laquelle les limites cellulaires ont disparu, telle est, en effet, la structure que l'on s'est accordé à reconnaître le plus généralement à l'endocyste.

Mais si, à l'exemple d'**Ostroumoff** (86), on soumet un rameau de la colonie vivante à l'imprégnation par le nitrate d'argent [1], et qu'on colore ensuite par le vert de méthyle ou par le carmin de Schneider, on observe que l'endocyste est bien une membrane épithéliale, dont les contours cellulaires se révèlent très nettement par le nitrate d'argent (Pl. I, fig. 7).

L'épithélium endocystaire, qu'il est préférable d'appeler l'*épiderme*, présente à peu près les mêmes caractères sur les différentes faces de la zoécie. Les cellules qui le constituent, grandes, très aplaties, à contours légèrement sinueux et à noyau excentrique, ont tous les caractères de cellules endothéliales.

§ 3. — Musculature pariétale.

En relation avec les téguments, on rencontre un assez grand nombre de fibres musculaires, isolées ou groupées en faisceaux, traversant la cavité générale dans divers sens. Parmi ces fibres musculaires, il en est un certain nombre s'insérant par leurs deux extrémités sur l'ectocyste; ce sont elles qui constituent les *muscles pariétaux* des différents auteurs, que l'on ne peut confondre avec les autres fibres musculaires du bryozoïde, en ce que celles-ci ne

---

[1] **Imprégnations au nitrate d'argent suivies de coloration.** — Il est indispensable de ne soumettre à l'imprégnation par le nitrate d'argent que des fragments ne portant aucune trace d'eau de mer. Un lavage à l'eau douce, même très rapidement exécuté, dénature le plus souvent l'épithélium endocystaire; il en est de même du séjour dans la solution d'azotate de potasse ou de soude, quel qu'en soit le titre, recommandée par **Harmer** (84). Pour obvier à cet inconvénient, **Ostroumoff** (86, p. 10) a indiqué de fixer d'abord aux vapeurs d'acide osmique, et de laver ensuite à l'eau distillée, les échantillons que l'on veut imprégner. J'ai mis en pratique la méthode d'**Ostroumoff**, qui m'a permis d'obtenir de bonnes imprégnations. J'ai complété ce procédé en colorant, après la réduction de l'argent par l'eau distillée, avec le carmin de Schneider ou le vert de méthyle; cette coloration facilite beaucoup la lecture des préparations et permet de distinguer les noyaux de l'endocyste de ceux du réseau mésodermique sous-jacent.

possèdent qu'une insertion pariétale, tandis que l'autre a lieu sur le polypide.

Les fibres musculaires pariétales (Pl. I, fig. 2, 3, 5, 8, *mup*) sont en nombre variable ; elles sont disposées des deux côtés de la loge zoécial, où l'on peut en compter de vingt à quarante paires, et quelquefois davantage. Par une de leurs extrémités, elles s'insèrent sur le bord de l'aréa frontale, et par l'autre, sur les parois latérales, droite et gauche ; elles ont donc une direction oblique de l'intérieur vers l'extérieur et de haut en bas. Elles n'existent pas sur toute la longueur de la zoécie, dont elles n'occupent que les deux tiers antérieurs environ, et sont le plus généralement disposées parallèlement les unes aux autres.

Quant à leur structure (Pl. II, fig. 16, *mup*), ce sont de simples fibres lisses, dont la substance contractile est entourée par un mince manchon photoplasmique, légèrement granuleux, dans lequel se trouve un noyau assez volumineux, faisant saillie à la surface de la fibre.

II. — Polypide

Le polypide occupe l'axe longitudinal de la cavité générale, qui se trouve ainsi limitée, extérieurement par l'épiderme, intérieurement par le polypide lui-même.

A l'état de repos ou d'invagination, le polypide est relié à la paroi inférieure par un cordon cellulaire massif, simple ou ramifié, le *funicule* (Pl. I, fig. 2, 3, 5, *fu*) ; il s'insère, d'autre part, à la paroi frontale et sur le pourtour de l'orifice zoécial, par un manchon membraneux très mince, la *gaine tentaculaire* (Pl. I, fig. 3 et 8, *gt*). Le polypide est soumis à l'action de plusieurs muscles qui, partant de ses parois propres, se portent sur l'ectocyste et constituent les *muscles extenseurs et rétracteurs du polypide* (Pl. I, fig. 2, 3, 5 et 8, *mugr*, *mupd*, *mupv*). La gaine tentaculaire entoure un certain nombre de formations tubuleuses désignées sous le nom de *tentacules* ; elle paraît se continuer inférieurement avec le revêtement de l'autre partie du polypide, c'est-à-dire avec le revêtement du tube digestif.

A l'état de dévagination, le polypide fait saillie à l'extérieur de la cavité générale (Pl. I, fig. 5), et on peut alors lui reconnaître deux

régions principales, séparées l'une de l'autre par l'insertion inférieure de la gaine tentaculaire ou insertion polypidienne (par opposition à l'insertion supérieure, que je désignerai sous le nom d'insertion zoéciale) : l'une, extérieure à la cavité générale, comprend les *tentacules*, auxquels il faut ajouter la *gaine tentaculaire* ; l'autre, située dans la cavité générale et réunie à la paroi zoéciale inférieure par le funicule, comprend le *tube digestif*. Entre ces deux régions, on peut distinguer une zone intermédiaire, portant supérieurement les tentacules et se continuant inférieurement avec le tube digestif : c'est le *lophophore* (*lph*), au centre duquel se trouve l'orifice d'entrée du tube digestif, l'*orifice buccal* (Pl. II, fig. 13, *ob*).

Dans l'étude du polypide, j'établirai donc les divisions suivantes :

a) — *Région tentaculaire ;*
b) — *Région du lophophore ou région intermédiaire ;*
c) — *Région digestive proprement dite ;*
d) — *Musculature.*

A. — Région tentaculaire

§ Ier. — Tentacules

Les tentacules sont, le plus généralement, au nombre de treize ; mais ce nombre n'est pas constant, et il n'est pas rare de trouver des polypides possédant quatorze tentacules ou douze seulement.

Ce sont des appendices tubulaires portés à la périphérie du lophophore, et dont la cavité, le *canal tentaculaire*, se termine en cul-de-sac à l'extrémité supérieure (Pl. I, fig. 6, *ct* et fig. 14, *l*), tandis qu'elle s'ouvre inférieurement dans un canal annulaire logé dans l'épaisseur du lophophore, le *canal circulaire* (Pl. II, fig. 13, *cc*).

Observés sur le vivant, les tentacules (Pl. I, fig. 5 et 6, *t*) se montrent pourvus de cils vibratiles situés sur le bord interne, dans toute la longueur du tentacule ; il en existe encore à l'extrémité supérieure du bord externe, mais ceux-ci, plus forts que les précédents, sont rigides et doivent être considérés comme des *soies tactiles* (Pl. I, fig. 6, *st*). Les tentacules se meuvent dans les divers sens et peuvent se contracter sur eux-mêmes, indépendamment les uns des autres, et sans que le reste du polypide participe à leurs mouvements. Ils sont constitués par un étui cellulaire dont l'axe

est occupé par le canal tentaculaire (Pl. I, fig. 6, *ct*), dans lequel on voit assez distinctement des éléments figurés plus ou moins nombreux, des *leucocytes*, se déplacer en avant et en arrière, comme s'ils étaient soumis aux fluctuations d'un liquide dans lequel ils baigneraient.

Sur les coupes histologiques transversales, les tentacules ont une section triangulaire isocèle, à angles arrondis (Pl. II, fig. 4 et 5, *t*), dont le sommet correspond au bord interne, et la base, au bord externe. Ils sont constitués par une membrane anhiste (*m e t*) sur laquelle repose extérieurement l'épithélium externe (*ete*), et intérieurement une couche cellulaire très mince (*eti*), qui n'est apparente que par les renflements nucléaires qu'elle présente. On ne distingue que très mal les limites cellulaires dans les deux couches, et les noyaux seuls peuvent fournir une indication sur la disposition et le nombre des éléments cellulaires constitutifs.

L'épithélium tentaculaire externe, sur les coupes transversales, se montre composé le plus généralement de huit cellules, dont trois occupent le bord interne ou le sommet, trois, le bord externe ou la base, et deux sont latérales, une de chaque côté (Pl. II, fig. 4 et 5) ; mais, suivant l'état de rétraction ou d'extension des tentacules, ou bien selon les dimensions des coupes, on peut compter jusqu'à dix noyaux dans l'épithélium tentaculaire externe, ou seulement cinq. C'est qu'en effet ces différentes cellules ne sont pas situées sur un même plan transversal, et ce n'est que dans les coupes épaisses (13 μ) que l'on trouve dix noyaux cellulaires dans la même section transversale du tentacule ; elles constituent dix séries longitudinales dont les éléments alternent les uns avec les autres. Ces séries se réduisent dans le voisinage de l'extrémité tentaculaire supérieure, dont le sommet est formé par quatre cellules seulement, assez lâchement unies entre elles ; cette disposition s'observe aisément sur le vivant et dans les coupes optiques (Pl. I, fig. 6), et il semble qu'il existe au sommet tentaculaire une communication possible du canal tentaculaire avec le milieu extérieur.

Des dix cellules de l'épithélium externe tentaculaire, les trois internes, fortement pressées les unes contre les autres, sont pourvues d'un noyau allongé se colorant toujours vivement, à réseau chromatique tellement dense qu'il présente le caractère massif (Pl. II, fig. 4 et 5). Les deux cellules latérales, de beaucoup les plus grandes, ont un noyau différant peu des précédents ; il est allongé,

se colore assez vivement et est situé dans le voisinage de ces derniers. Enfin, les cinq cellules externes ou latéro-externes ont, au contraire, un noyau arrondi, légèrement aplati quand il occupe la région médiane de la base tentaculaire, à réseau chromatique lâche, dans lequel on distingue quelquefois un nucléole. Les cils vibratiles, implantés dans une fine cuticule, sont portés par les trois cellules internes et probablement aussi par la portion interne des deux cellules latérales ; mais il est difficile d'être précis à cet égard, les fixations dénaturant toujours les cils ; cependant, sur le vivant, il semble que les cellules latérales n'en soient pas dépourvues.

Sur les mêmes coupes transversales (Pl. II, fig. 4 et 5), la couche tentaculaire interne (*eti*) comprend un nombre variable de noyaux et par conséquent, de cellules ; on en rencontre deux ou trois appliqués contre la membrane anhiste qui, par la coloration rose qu'elle prend dans les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine, se distingue nettement des éléments cellulaires internes et externes qu'elle sépare. Dans les coupes longitudinales (Pl. II, fig. 13, *eti*), on constate que la couche cellulaire interne des tentacules est formée d'éléments allongés, à noyau formant une légère saillie dans le canal tentaculaire.

§ 2. — Gaine tentaculaire

Quand on l'observe sur les coupes histologiques, la gaine tentaculaire se présente comme une fine membrane sur laquelle reposent de part et d'autre des noyaux cellulaires (Pl. II, fig. 4 et 5, *gt*). Dans les préparations où des portions de la gaine tentaculaire se trouvent coupées tangentiellement (Pl. II, fig. 14, *g t*), on voit que ces noyaux sont de deux sortes : les uns, arrondis, plus ou moins rapprochés ; les autres, ovoïdes, allongés, placés sur le trajet de fibres parallèlement disposées, auxquelles ils appartiennent. Ces dernières se distinguent du reste de la gaine tentaculaire par une légère coloration rose, dans les préparations colorées par l'hématoxyline et l'éosine ; ce sont des fibres musculaires lisses incomplètement différenciées, et tandis que les unes sont dirigées longitudinalement et s'étendent sur toute la longueur de la gaine, les autres ont au contraire une direction transversale et s'entrecroisent avec

les précédentes à angle droit. De l'examen de ces coupes, transversales, longitudinales et tangentielles, il résulte que la gaine tentaculaire peut être considérée comme étant constituée par une membrane anhiste, intermédiaire, portant sur ses deux faces des noyaux cellulaires, dont un certain nombre d'entre eux appartiennent à des fibres musculaires lisses incomplètement différenciées, circulaires et longitudinales.

Sur le vivant, soit directement (Pl. I, fig. 5, *g t*), soit après coloration par le carmin de Schneider ou le vert de méthyle sur des échantillons où les polypides ont été anesthésiés [1] à l'état d'extension, l'existence des fibres musculaires longitudinales et circulaires de la gaine est très facile à constater. Mais, pour préciser la structure de la gaine, il est indispensable de recourir aux imprégnations par le nitrate d'argent suivies de coloration. Elle se montre alors formée de deux couches cellulaires auxquelles appartiennent les noyaux déjà constatés sur les deux faces de la membrane anhiste. L'une de ces couches, externe (le polypide étant supposé à l'état d'extension), est formée par un simple épithélium à cellules très aplaties, dont le contour polygonal, assez régulier, est révélé par le nitrate d'argent ; ces cellules possèdent un noyau arrondi, pauvre en chromatine, légèrement coloré. La couche interne a une structure plus complexe. Elle comprend un plan profond de fibres musculaires circulaires, reposant immédiatement sur la membrane anhiste, et un plan superficiel d'éléments cellulaires allongés, losangiformes, entre lesquels sont régulièrement disposées, par intervalles, des fibres musculaires longitudinales ; mais aucun des éléments de cette couche ne laisse révéler son contour par le nitrate d'argent, et les colorations au vert de méthyle ou au carmin de Schneider, seules, rendent ces dispositions apparentes.

Les fibres musculaires circulaires, disposées parallèlement les unes aux autres, sont à peu près également distribuées dans l'épaisseur de la gaine tentaculaire ; elles sont peu visibles lorsque le poly-

---

[1] **Anesthésie des polypides à l'état d'extension.** — Parmi les différentes substances anesthésiques que j'ai employées, l'hydrate de chloral (procédé de **Verworn**) et le chlorhydrate de cocaïne (procédé de **Richard**) sont celles qui m'ont donné les meilleurs résultats. (V. **Bolles Lee** et **Henneguy** — *Traité des méthodes techniques de l'An. microsc.*, *1896* — *pp. 17 et 18*.)

pide est rétracté, et les noyaux allongés transversalement indiquent seulement leur présence ; mais lorsque le polypide est à l'état d'extension (Pl. I, fig. 5), elles se montrent très apparentes à la surface de la gaine tentaculaire, beaucoup plus rapprochées les unes des autres au voisinage des deux insertions de la gaine. Un peu au-dessous de l'insertion zoéciale, ces fibres sont non seulement plus rapprochées, mais encore plus fortes, plus larges, et constituent un puissant sphincter placé immédiatement au-dessous de l'orifice zoécial, le *diaphragme*. On voit la section des fibres circulaires du sphincter dans la fig. 14 de la Pl. II, en *m u d*.

Les fibres musculaires longitudinales s'insèrent sur le pourtour du canal circulaire, s'étendent sur la gaine tentaculaire, où elles sont disposées parallèlement les unes aux autres et à égale distance. Elles atteignent la région diaphragmatique et se confondent avec la membrane anhiste. Cependant, quelques-unes d'entre elles se détachent de la gaine avant d'atteindre son extrémité supérieure, se groupent et forment des faisceaux de fibres, comprenant entre elles quelques éléments cellulaires losangiques. Ces faisceaux fibro-cellulaires, auxquels certains auteurs ont donné le nom de *bandes musculaires pariéto-vaginales*, sont au nombre de huit ; ils s'insèrent par leur extrémité distale sur les parois zoéciales frontale, latérales et dorsale, deux pour chaque paroi.

L'épithélium tentaculaire externe (Pl. II, fig. 13, *ete*) forme un revêtement continu entre les divers tentacules, et au niveau du canal circulaire (*cc*), se divise en deux feuillets, dont l'un, interne, se continue avec l'épithélium pharyngien, et l'autre, externe, avec la couche cellulaire externe de la gaine tentaculaire, qui se continue elle-même avec l'épiderme (Pl. II, fig. 14, *e p*). La ligne circulaire suivant laquelle l'épithélium tentaculaire externe se replie sur lui-même pour former l'épithélium externe de la gaine (le polypide étant supposé dévaginé), doit être considérée comme déterminant la ligne d'insertion de la gaine tentaculaire sur le polypide.

Quant à la couche cellulaire interne, tapissant le canal tentaculaire, elle se continue dans le canal circulaire dont elle limite la cavité. Il en est de même pour la membrane anhiste. Enfin, la couche cellulaire interne de la gaine tentaculaire se trouve limitée supérieurement au diaphragme, tandis qu'elle se poursuit inférieurement avec le revêtement externe du canal circulaire.

B. — Région du lophophore

Le *lophophore* a la forme d'un disque épais, plus épaissi du côté frontal que du côté dorsal, dont la périphérie est occupée par le *canal circulaire*, et dont le centre, évidé, présente un orifice supérieur, l'*orifice buccal*. Le canal qui fait suite à ce dernier doit être regardé comme représentant la portion antérieure du tube digestif, le *pharynx*. Dans le canal circulaire, se trouve logée une petite masse arrondie, paraissant se continuer latéralement en un cordon cellulaire qui entoure en partie le pharynx ; ce sont le *ganglion nerveux* et les *nerfs péri-pharyngiens* des auteurs.

§ I°. — Pharynx

Le *pharynx* (Pl. II, fig. 8 et 13, *ph*), est constitué par un épithélium cylindrique à cuticule ciliée, reposant sur une membrane anhiste, entourée elle-même d'un certain nombre de fibres musculaires circulaires, assez rapprochées les unes des autres et disposées sur un même plan.

Les cellules de l'épithélium pharyngien se colorent très vivement dans les différents réactifs ; elles passent supérieurement, sans transition, à l'épithélium tentaculaire externe, tandis qu'inférieurement elles se distinguent très nettement de l'épithélium œsophagien qui leur fait suite (Pl. II, fig. 13, *œs*). Leur protoplasme, finement granuleux, renferme un noyau ovoïde, rejeté dans la portion basilaire de la cellule et riche en granulations chromatiques. La cuticule qui revêt le bord périphérique des cellules est très distincte ; elle porte des cils vibratiles nombreux, beaucoup plus longs que les cils tentaculaires.

Les fibres musculaires prennent une coloration rose assez vive dans les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine. Ce sont des fibres lisses, très minces et peu larges, que l'on ne découvre qu'avec quelque difficulté, si ce n'est au voisinage de l'œsophage et du côté dorsal.

§ 2. — Canal circulaire

Le *canal circulaire* (Pl. II, fig. 8 et 13, *cc*) possède une structure semblable à celle des canaux tentaculaires, à l'exception, toutefois, de l'épithélium externe qui forme, dans le lophophore, l'épithélium pharyngien. Comme eux, en effet, il comprend une membrane anhiste (Pl. II, fig. 8, *mec*), tapissée intérieurement par une couche cellulaire très mince, à éléments aplatis, losangiformes et très allongés, continuation de l'épithélium tentaculaire interne ; extérieurement, la membrane anhiste est revêtue par une couche cellulaire identique à la précédente, qui n'est que le prolongement du revêtement cellulaire externe à la gaine tentaculaire.

La cavité du canal circulaire, en partie occupée par le système nerveux, est traversée radiairement par de nombreux tractus, reliant les parois interne et externe du canal. Ces tractus (Pl. II, fig. 8 et 13, *tr*) se montrent, sur les coupes histologiques colorées à l'hématoxyline et à l'éosine, sous forme de fibres courtes, minces, teintées légèrement en rose, à la périphérie desquelles on constate un noyau, mais non toujours. Ce sont encore des fibres musculaires lisses, non complètement différenciées.

Au niveau du ganglion nerveux, existe dans la paroi externe du canal circulaire, un orifice en boutonnière, allongé transversalement, faisant communiquer le canal circulaire avec la cavité générale (Pl. II, fig. 8, *o c*).

De même que dans les canaux tentaculaires, on peut voir, sur le vivant, des éléments figurés flotter au sein du liquide renfermé dans le canal circulaire, et sur les coupes histologiques, ils se montrent accolés aux parois propres du canal ou contre les fibres musculaires transversales de ce dernier.

C'est sur la face externe de la membrane anhiste du canal circulaire que s'insèrent les fibres du *muscle grand rétracteur* (Pl. II, fig. 13, *mugr*).

§ 3. — Ganglion nerveux et nerfs péri-pharyngiens

Le *ganglion nerveux* (Pl. II, fig. 8 et 13, *gn*), logé dans le canal circulaire, est situé sur le côté dorsal du polypide, du même côté que l'anus. De forme ovoïde, légèrement allongée transversalement,

il repose sur la membrane anhiste pharyngienne dont il n'est séparé que par le plan des fibres musculaires circulaires. Sa structure est simple : il est constitué par une masse arrondie de protoplasme finement granuleux, dont la périphérie est occupée par des noyaux cellulaires montrant peu d'électivité pour les colorants nucléaires ; la masse est entourée par un repli de la membrane élastique, très amincie à ce niveau.

Les *nerfs péri-pharyngiens* (Pl. II, fig. 8, *np*), si on peut les appeler ainsi, n'ont pas un contour nettement défini ; ce sont deux cordons cellulaires, mal délimités du côté du canal circulaire, à noyaux se colorant plus fortement que ceux du ganglion nerveux. Ils n'entourent pas complètement le pharynx, et leurs dimensions vont diminuant graduellement jusqu'à disparition totale.

C. — Région digestive proprement dite

La partie digestive du polypide est une sorte d'anse en forme d'U, dont la branche descendante est la continuation du lophophore, et dont la branche montante s'infléchit supérieurement pour venir rejoindre la gaîne tentaculaire, dans la cavité de laquelle s'ouvre l'*anus*.

On distingue facilement sur le vivant trois parties principales dans le tube digestif. La première, l'*œsophage* (Pl. I, fig. 2-5, *œs*), dans laquelle s'ouvre le pharynx, a la forme d'un cône dont la base légèrement oblique s'insère sur le lophophore, et dont le sommet s'ouvre inférieurement dans la deuxième portion du tube digestif, dans l'*estomac*. Celui-ci (Pl. I, fig. 2-5, *ca, est, cæc, pyl*), occupe la courbure de l'anse digestive en même temps que la plus grande partie de la branche montante. Il a une coloration rouge-brun due à la présence de granules colorés renfermés dans les cellules de son épithélium interne, et se distingue, par là, fort nettement de l'œsophage (*œs*) qui le précède et du *rectum* (*re*) qui lui fait suite. L'estomac porte un gros appendice terminé inférieurement en cul-de-sac, qui semble n'être qu'un simple prolongement de la branche montante de l'anse, au-dessous du niveau de la courbure ; c'est le *cæcum stomacal* (*cæc*).

Le *rectum* termine la région digestive ; il est séparé de l'estomac par un étranglement et s'ouvre dorsalement dans la gaîne tentaculaire.

L'*anus* se trouve ainsi placé sur le plan sagittal médian passant par le ganglion nerveux.

§ 1er.— Œsophage

L'*œsophage* (Pl. I, fig. 2-5, *œs*) n'a pas une structure aussi simple qu'on pourrait le supposer au premier abord.

Ses parois ont une épaisseur variable, déterminant dans la cavité œsophagienne un certain nombre de sillons convergeant tous vers l'orifice stomacal ou *cardia ;* elles sont fortement épaissies du côté neural ou anal (Pl. II, fig. 13, *œs*), et forment même des sortes de languettes ou colonnes, s'élevant dans l'intérieur de la cavité qu'elles réduisent à une simple fente diversement plissée (Pl. II, fig. 10, *œs*).

Les parois œsophagiennes sont formées d'un épithélium cylindrique, interne, reposant sur une membrane basale anhiste, entourée elle-même d'un plan de fibres musculaires circulaires. Celles-ci sont recouvertes par une couche cellulaire externe, que l'on retrouve avec les mêmes caractères sur tout le tube digestif, et dont les rapports avec la cavité générale l'ont fait désigner quelquefois sous le nom de *revêtement péritonéal*.

Les caractères de l'épithélium interne sont assez particuliers. Il est constitué par des cellules cylindriques à plateau cuticulaire, qui, par pression réciproque, ont pris la forme prismatique : leur contenu paraît être réduit à une petite masse protoplasmique occupant le fond de la cellule, où se trouve situé le noyau. Les colorations n'atteignent, en effet, que la région basilaire de la cellule et teintent faiblement les membranes cellulaires. Celles-ci présentent, à intervalles réguliers, des épaississements alternant avec des portions amincies, donnant aux membranes cellulaires latérales un aspect perforé. Il n'en est rien, cependant, et la membrane est continue. L'œsophage a dans la digestion un rôle purement masticateur ; la cuticule limitante, les colonnes que forme l'épithélium et la couche de fibres musculaires circulaires dont il est entouré, indiquent suffisamment le rôle mécanique de l'œsophage. Les cellules épithéliales se sont différenciées en vue de cette action masticatrice ; elles se

sont renforcées par des épaississements de leur membrane, en même temps que les portions amincies de cette dernière leur conservent une certaine élasticité.

Dans la portion terminale de l'œsophage, l'épithélium se continue dans la cavité de la portion antérieure de l'estomac et forme une saillie conique, au sommet de laquelle est situé l'orifice de communication entre l'œsophage et l'estomac, le *cardia* (Pl. II, fig. 13, *ca*).

§ 2. — Estomac.

Il a été dit plus haut que l'estomac, observé sur un polypide vivant, se distinguait des autres parties de la région digestive du polypide, par la coloration rouge-brun de ses parois. Cependant, il faut faire exception pour deux portions des parois stomacales où les granulations rouge-brun font à peu près totalement défaut : l'une est située au niveau où le cæcum stomacal s'insère sur l'anse digestive (Pl. I, fig. 3); l'autre (Pl. I, fig. 4 et 6, *py*) précède l'étranglement qui sépare l'estomac du rectum. Celle-ci est à peu près transparente ; elle se montre pourvue d'une cavité ciliée, axiale, dont le mouvement des cils est d'autant plus facile à observer qu'ils tiennent le plus souvent en mouvement de rotation, une ou plusieurs boulettes de résidus alimentaires colorés ; cette portion stomacale terminale a été souvent désignée sous le nom de *région pylorique*, par opposition à la portion stomacale antérieure que l'on a appelée *région cardiaque*.

Ainsi donc, on peut distinguer quatre parties principales dans l'estomac : une partie antérieure, tubulaire, la *région cardiaque ;* une partie moyenne, l'*estomac proprement dit ;* une partie en cul-de-sac suspendue à la précédente, le *cæcum stomacal*, et une partie terminale ciliée, la *région pylorique*.

Quelle que soit la région de l'estomac que l'on considère, celui-ci est toujours constitué par un épithélium cylindrique reposant sur une membrane anhiste, recouverte elle-même extérieurement par le revêtement péritonéal. Sur les coupes, et dans les parties de l'estomac qui sur le vivant sont colorées par les granules rouge-brun, l'épithélium est formé de cellules cylindriques glandulaires, à section transversale polygonale, par suite de la pression qu'elles exercent les unes sur les autres. Parmi ces cellules, les unes (Pl. II, fig. 9 et 13, *b*) font hernie dans la cavité stomacale ; d'autres sont, au con-

traire, peu ou pas saillantes. Celles-ci prennent bien les divers colorants et, dans les colorations doubles à l'hématoxyline et à l'éosine, se montrent assez vigoureusement colorées par l'hématoxyline ; les premières, au contraire, ne présentent la coloration violette de l'hématoxyline que dans leur portion tout à fait basilaire, tandis que la portion périphérique prend surtout la couleur rose de l'éosine. Ces différences de coloration donnent aux coupes tangentielles de l'épithélium stomacal un aspect que je ne saurais mieux comparer qu'à celui qu'offrirait un damier, dont les cases roses et violettes ne seraient pas régulièrement distribuées. Dans ces deux sortes de cellules glandulaires, le protoplasme est condensé dans la partie basilaire de la cellule où il entoure le noyau, et prend une structure réticulée de plus en plus lâche, au fur et à mesure qu'il gagne la périphérie. Les mailles du réticulum protoplasmique sont graduellement distendues par des globules de sécrétion, correspondant aux granules colorés que l'on observe sur le vivant. D'abord petits et isolés, ces globules se réunissent entre eux de manière à former une vésicule périphérique faisant hernie dans la cavité stomacale, où finalement elle déverse son contenu.

Dans la partie de l'estomac proprement dit, qui sur le vivant est dépourvue de la coloration rouge-brun, l'épithélium ne présente pas le caractère glandulaire ; c'est encore un épithélium cylindrique, mais il est limité par une cuticule périphérique et se colore toujours assez fortement par l'hématoxyline (Pl. II, fig. 13, *a*). Il en est de même dans la région pylorique, où les cellules épithéliales, colorées surtout en rose par l'éosine (Pl. II, fig. 13, *py*), sont revêtues d'un plateau cuticulaire cilié, non continu et distinct pour chaque cellule. Leur contenu paraît être homogène, sauf dans leur partie basilaire, où, avec le noyau, on peut distinguer quelques fines granulations.

§ 3. — Rectum

Quoique dépourvu des granulations qui colorent si grandement les parois stomacales, le rectum offre une structure peu différente de celle de l'estomac. Comme lui, il comprend un épithélium glandulaire reposant sur une membrane basale, recouverte par le revêtement péritonéal.

Sur les coupes, l'épithélium rectal (Pl. II, fig. 13, *re*) présente des caractères identiques à ceux de l'épithélium glandulaire stomacal.

Ses éléments constitutifs font plus ou moins hernie dans la cavité du rectum, et c'est ainsi qu'on les observe lorsque ce dernier est à l'état de vacuité : mais, lors de la présence des boulettes fécales, les cellules épithéliales sont moins proéminentes et leur protoplasme se montre beaucoup plus dense et bien plus faiblement vésiculeux : elles ont alors déversé la plus grande partie de leurs globules de sécrétion.

La cavité rectale, piriforme, assez spacieuse, se rétrécit dans sa partie terminale, et forme un canal s'ouvrant dans la cavité de la gaine tentaculaire, avec laquelle les parois du rectum sont en continuité (Pl. II, fig. 13 et 14, *an*).

§ 4. — Revêtement péritonéal

Toute la surface de la région digestive proprement dite du polypide est recouverte par une couche cellulaire, dont les rapports avec la cavité générale lui ont valu, de quelques auteurs, la dénomination de *revêtement péritonéal*.

Au niveau de l'œsophage, ainsi qu'on peut en juger sur les coupes longitudinales (Pl. II, fig. 13, *rm*) et transversales (Pl. II, fig. 9 et 10, *rm*), cette couche repose sur les fibres musculaires péri-œsophagiennes ; dans les régions stomacale et rectale, elle est en contact direct avec la membrane anhiste ou basale (Pl. II, fig. 9, 12 et 13, *rm*). Dans les différentes parties du tube digestif, elle consiste en une zone mince de protoplasme finement granuleux, présentant, de distance en distance, un noyau cellulaire allongé.

Lorsqu'on l'examine sur le vivant, le revêtement péritonéal se montre sous la forme d'une couche granuleuse continue, dans laquelle, lorsqu'on colore par le vert de méthyle ou le carmin de Schneider, on reconnaît des noyaux allongés, situés dans des espaces losangiques mal délimités, comparables aux cellules de l'épithélium interne de la gaine tentaculaire. Les imprégnations au nitrate d'argent ne donnent aucun résultat, et il semble que l'on ait affaire à un tissu embryonnaire dans lequel le ciment intercellulaire ne serait pas encore développé.

La structure du revêtement péritonéal est donc simple. Cependant, lorsqu'on assiste sur le polypide vivant, aux contractions assez violentes exécutées par les parois stomacales ou rectales, on est conduit inévitablement à supposer, dans ces deux régions digesti-

ves, l'existence de fibres musculaires que l'on ne retrouve pas sur les coupes histologiques. Toutefois, sur deux préparations où l'estomac avait été coupé tangentiellement, il m'a semblé voir dans l'épaisseur du revêtement péritonéal, un quadrillage profond, très peu distinct, représentant sans doute un entrecroisement de fibrilles que les réactifs employés sont impuissants à révéler plus nettement, et auxquelles devraient être rapportées les contractions des parois stomacales.

D. — Musculature

Dans la description des différentes parties du polypide, j'ai déjà indiqué la composition de l'appareil musculaire propre au polypide, et je dois maintenant en faire connaître la structure.

L'appareil musculaire du polypide comprend les muscles de la gaine tentaculaire (*bandes musculaires pariéto-vaginales* et *muscles pariéto-diaphragmatiques*) et *le muscle grand rétracteur* du polypide.

A l'exception des bandes musculaires pariéto-vaginales, les autres muscles sont constitués par un certain nombre de fibrilles musculaires, distinctes les unes des autres, s'insérant par des extrémités simples, quelque peu élargies, et ayant toutes la même structure.

Chaque fibrille musculaire est formée par une bande axiale de substance contractile, entourée d'un manchon protoplasmique finement granuleux, dans lequel se trouve un noyau assez gros, ovoïde, faisant saillie sur un des côtés de la fibrille. A l'état de contraction, la fibre musculaire prend un aspect strié, dû au plissement du manchon protoplasmique, dont les granulations simulent des stries obscures ; mais ce n'est qu'une apparence, car dans les préparations histologiques colorées par l'hématoxyline et l'éosine, toutes les fibrilles du système musculaire propre au bryozoïde présentent une partie axiale, la substance contractile, colorée en rose vif uniforme par l'éosine, et une partie périphérique *rose-violacée*, le manchon protoplasmique, nettement distincte de la substance sarcolytique qu'elle entoure (Pl. II, fig. 15, *mugr*).

Quant aux bandes musculaires pariéto-vaginales, nous avons déjà vu qu'elles étaient constituées par les fibres longitudinales de la

gaine, dans l'intervalle desquelles, sur le vivant, sont disposées des cellules losangiques. Sur les préparations histologiques, celles-ci ne se retrouvent pas, et il semble que ces bandes soient constituées uniquement par des fibres musculaires, dont la coloration est différente des fibres longitudinales de la gaine (Pl. II, fig. 14, *mupv*). Tandis, en effet, que ces dernières ne se colorent que très faiblement en rose, dans les coupes traitées par l'hématoxyline et l'éosine, elles prennent, au contraire, une teinte rose assez vive, une fois séparées de la gaine pour constituer les bandes musculaires pariéto-vaginales. Je suppose que les réactifs ont pour effet de dissocier ces bandes en leurs fibres constitutives, et que les cellules losangiques, devenues libres, tombent dans la cavité générale, où elles se confondent avec les autres éléments.

III. — Contenu de la cavité générale

La *cavité générale* est un espace essentiellement clos, limité extérieurement par l'épiderme et intérieurement par les parois du polypide. Elle communique, cependant, par l'intermédiaire de l'orifice du canal circulaire, avec le canal circulaire et les canaux tentaculaires, parties qui doivent être considérées comme des dépendances de la cavité générale. Les unes et les autres renferment un liquide, le *liquide de la cavité générale*, dans lequel baignent des éléments figurés de formes variées, les *leucocytes*. Avec ces derniers, on distingue encore un assez grand nombre d'éléments cellulaires, isolés ou groupés en tissus, parmi lesquels il faut comprendre les *produits sexuels*, dont l'étude sera faite ultérieurement, le *tissu funiculaire* et la *couche mésodermique pariétale* de quelques auteurs. Entre ces deux derniers tissus, ainsi que je vais l'indiquer, il existe une telle parenté morphologique qu'il est impossible de ne pas les confondre sous une même dénomination. Je les grouperai sous l'appellation commune de *tissu mésenchymateux*.

§ Ier. — Liquide sanguin et leucocytes

Le liquide de la cavité générale, dans lequel baignent tous les tissus du bryozoïde, et plus particulièrement les *leucocytes*, doit

être regardé comme formant le liquide nourricier du bryozoïde, le *liquide sanguin.*

Il a une coloration légèrement verte, et à en juger par le trouble qui s'y manifeste après que les colonies ont séjourné quelque temps dans l'alcool, il renferme des albuminoïdes, mais en faible quantité.

Quant aux leucocytes, sur lesquels je m'étendrai plus longuement à propos de la circulation, ils sont de deux sortes : les uns, occupant principalement le voisinage des parois, par leur forme allongée, fusiforme, se distinguent très nettement des autres qui, plus ou moins globuleux, se trouvent dans les différentes parties de la cavité générale et jusque dans les canaux tentaculaires et le canal circulaire. Ces deux sortes de leucocytes sont représentés dans la figure 10 (Pl. III), les premiers en *ls,* les seconds en *lv.* Les uns et les autres sont pourvus de prolongements à l'aide desquels ils se réunissent entre eux ou aux éléments du tissu mésenchymateux ; mais tandis que les premiers conservent toujours leur forme, même sous l'action des réactifs, les seconds, au contraire, peuvent sur le vivant modifier leur aspect et se transformer en de véritables amibocytes, et sont toujours dénaturés par les réactifs fixateurs.

§ 2. — Tissu mésenchymateux

Sur un bryozoïde à l'état vivant, on constate l'existence d'un système de cordons de dimensions variées, s'anastomosant entre eux et traversant la cavité générale dans les divers sens. Les dispositions de ces cordons, auxquels on a donné le nom de *cordons funiculaires,* sont assez variables, non seulement d'un bryozoïde à l'autre, mais assez souvent dans le même bryozoïde observé à d'assez longs intervalles. Il en est un certain nombre, cependant, que l'on retrouve toujours avec les mêmes relations dans les différents bryozoïdes. L'un d'eux, le plus volumineux de tous, relie la paroi zoéciale au cœcum du polypide, à la surface duquel il s'épanouit et se continue avec le revêtement péritonéal de cette région ; c'est celui auquel les auteurs ont donné le nom de *funicule,* et que quelques-uns ont encore appelé le *cordon funiculaire central.* Deux autres de ces cordons partent de la paroi inférieure, dans le voisinage du précédent, et se portent latéralement où ils fournissent une branche au niveau de chacun des pores de communication des parois latérales ; ils atteignent ainsi la paroi supérieure de la zoécie, et, à tra-

vers les pores de communication de cette dernière, se continuent avec les cordons semblables du bryozoïde supérieur : ce sont les *cordons funiculaires latéraux*.

Le cordon central et les cordons latéraux sont d'une présence constante dans tous les bryozoïdes. Il n'en est pas de même des branches qu'ils fournissent sur leur trajet, lesquelles se subdivisent un assez grand nombre de fois en rameaux de dimensions très variables, dont les anastomoses figurent un plexus à grandes mailles occupant toute la cavité générale, et s'étendant sur le revêtement externe du polypide, ainsi que sur l'épiderme où elles forment un réticulum plus dense. Je désignerai celui-ci sous le nom de *réseau mésenchymateux pariétal*.

La structure du tissu mésenchymateux est toujours la même, quelle que soit la partie de ce dernier dans laquelle on la considère, soit cordons, soit anastomoses, soit réseau pariétal. Sur le vivant, il présente un aspect granuleux, très apparent dans les gros cordons funiculaires et leurs principales anastomoses (Pl. I, fig. 2-4, *fu*), mais beaucoup moins sur les fins tractus ou dans le réseau pariétal (Pl. III, fig. 10, *rmp*). Il se montre strié longitudinalement, et, lorsqu'on l'examine avec attention, on constate que les stries découpent à sa surface des espaces losangiques, à chacun desquels correspond un noyau. Sur les coupes histologiques, les cordons funiculaires et leurs rameaux les plus importants sont constitués par le groupement de cellules allongées, fusiformes, peu distinctes entre elles (Pl. II, fig. 13 et 14, *fu*, et Pl. III, fig. 13, 14 et 18, *fuc*), à protoplasme granuleux et à noyau ovoïde, toujours faiblement coloré et pauvre en chromatine. Quant aux fines anastomoses et au réseau pariétal, ils forment des éléments épars, rarement groupés entre eux, dont le protoplasme et le noyau partagent les caractères précédents.

Au niveau des pores de communication, les cordons funiculaires s'élargissent très sensiblement, s'épatent au-dessus de l'épiderme, et envoient, à travers les pores, de fins tractus les reliant aux cordons funiculaires des bryozoïdes voisins (Pl. II, fig. 14, *pc*). A la surface de l'estomac et du rectum, le tissu mésenchymateux (cordon funiculaire central et anastomoses) se continue avec le revêtement péritonéal, dont la structure ne diffère en rien de la sienne. Ces relations, auxquelles viendront se joindre plusieurs autres observations, tendent à faire considérer le revêtement cellulaire externe du polypide comme une partie du tissu mésenchymateux.

CHAPITRE III

STRUCTURE DE L'AVICULAIRE

La *Bugula Sabatieri,* ainsi que nous l'avons déjà vu dans l'exposé des caractères taxonomiques, ne possède qu'une sorte d'aviculaires, portés par la paroi latérale externe des zoécies marginales de la colonie. Ces appendices, dont les mouvements sur une colonie vivante sont du plus curieux effet, méritent bien le nom d'*aviculaires* donné à ces sortes d'individus frappés par le polymorphisme, dans la plupart des Bryozoaires chéilostomes. Ils rappellent beaucoup par leur forme, en effet, la tête d'un oiseau de proie.

Dans une jeune colonie, on rencontre des aviculaires à tous les stades de développement : les uns, possédant leur structure complète et définitive, sont portés par les bryozoïdes adultes ; les autres, n'ayant pas encore acquis les dispositions anatomiques et morphologiques qui caractérisent les précédents, sont situés sur les bryozoïdes marginaux des portions terminales des rameaux de la colonie.

Un aviculaire adulte, le seul dont il sera question ici, présente une portion renflée, quelque peu aplatie latéralement, la *tête*, portée par un court *pédoncule* qui l'insère sur une petite proéminence basilaire du bryozoïde. La tête présente en avant deux prolongements recourbés et terminés en pointe, séparés l'un de l'autre par une fente simulant la région buccale d'un oiseau de proie. L'un de ces prolongements, correspondant à la mâchoire supérieure d'un oiseau, beaucoup plus fort que l'autre, a reçu le nom de *bec* (*b*, fig. 8 du texte) ; le second, articulé sur ce dernier par sa partie postérieure, et dans la cavité duquel il peut se loger au moins en partie, a été désigné sous le nom de *mandibule* (*md*, fig. 8 du texte).

L'aviculaire comprend des parois limitant une cavité, la *cavité avicularienne,* qui renferme différents muscles, un organe spécial considéré par quelques auteurs comme un ganglion nerveux

et que j'appellerai simplement *organe cilié* (*pa*, fig. 8 du texte), et enfin, divers éléments baignant en liberté dans le liquide de la cavité avicularienne. J'étudierai successivement chacune de ces parties.

1° Système tégumentaire

Ainsi que nous le verrons plus loin à propos du bourgeonnement, l'aviculaire tire son origine d'une évagination des parois

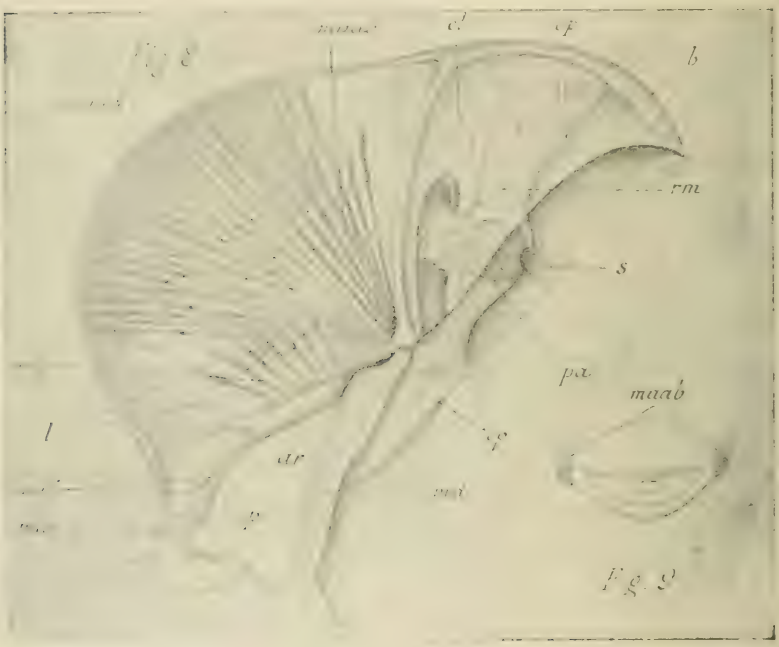


FIG. 8. — *Jeune aviculaire de* BUGULA SABATIERI. — *ar*, area ; *b*, bec ; *cl*, cloison ; *ep*, épiderme ; *l*, lophocystes ; *md*, mandibule ; *muab*, muscle abducteur mandibulaire ; *mue*, muscle extenseur de l'aviculaire ; *muf*, muscle fléchisseur de l'aviculaire ; *mup*, muscles pariétaux ; *p*, pédoncule ; *pa*, polypide avorté = organe cilié ; *rm*, réseau mésenchymateux ; *s*, soies de l'organe cilié.

FIG. 9. — *Face basale de la mandibule dans l'aviculaire de* BUGULA SABATIERI, montrant l'insertion des deux muscles abducteurs, *muab*.

latérales externes des bryozoïdes marginaux. Il en résulte que les parois avicularienne ont une structure ressemblant beaucoup, quant aux parties essentielles, à celles du bryozoïde, et comme

dans ces dernières, le système tégumentaire de l'aviculaire comprend un *épiderme* ou *endocyste* limitant la cavité avicularienne, revêtu extérieurement d'une cuticule ou *ectocyste* qu'il sécrète.

§ Ier. — Ectocyste

L'*ectocyste* constituant la charpente squelettique de l'aviculaire, est assez fortement calcifié dans les régions dorsale et latérales, et s'épaissit antérieurement pour former le *bec* (*b*, fig. 8 du texte) ; dans la région postérieure, il se continue avec l'ectocyste zoécial par la cuticule amincie du pédoncule (*p*). Il est simplement cuticulaire sur la face ventrale, où il détermine, en arrière de la mandibule, une *aréa* (*ar*), bien comparable à l'aréa frontale de la zoécie, encadrée par le bord calcifié et épaissi des parois latérales ; dans cette même région et en avant, l'ectocyste, de nature cornéo-chitineuse forme la mandibule (*md*). Enfin, de l'ectocyste des parois latérales et dorsale part une lame calcifiée formant une cloison incomplète en forme de fer-à-cheval (*cl*), divisant la cavité avicularienne en deux cavités secondaires : l'une, postérieure ou crânienne, l'autre, antérieure ou faciale, comprise entre le bec et la mandibule. Dans la région ventrale, les branches de cette lame s'épaississent au niveau où elles rencontrent les bords latéraux de l'aréa, et constituent un renflement présentant une légère concavité, sorte de cavité cotyloïde dans laquelle vient s'articuler la mandibule.

La *mandibule* (*md*, fig. 8 du texte) a une figure pyramidale triangulaire dont la partie basilaire est évidée, et dont le sommet, plein et recourbé, forme la *dent* terminale de la mandibule ; la cavité basilaire, ou cavité mandibulaire, communique avec la cavité cranienne par un orifice arrondi, situé au centre de la paroi basale (v. fig. 9 du texte). Il y a donc lieu de considérer quatre faces dans la mandibule : trois faces latérales, dont l'une regarde la cavité faciale et les deux autres sont externes, et une face basale. L'arête des deux faces latérales externes est arrondie, de manière à former une sorte de carène se continuant antérieurement avec la dent mandibulaire. La face latérale interne, ou faciale, n'atteint pas la dent mandibulaire ; elle est limitée au niveau de la cavité mandibulaire qui occupe, environ, la moitié de la longueur de la mandibule. Quant à la face basale (fig. 9 du texte), elle a une forme semi-elliptique :

les bords en sont epaissis et l'orifice en occupe la partie centrale, amincie ; elle présente deux sortes de condyles supérieurs s'articulant dans les cavités cotyloïdes déjà mentionnées.

§ 2. — Epiderme ou endocyste

L'*épiderme*, qui repose contre la cuticule qu'il produit, ne la suit pas cependant sur tout son trajet. Il limite la cavité cranienne et se prolonge dans le cul-de-sac de la cavité mandibulaire ; au niveau de la lame en fer à cheval qu'il recouvre, il passe, par l'ouverture de cette dernière, dans la cavité faciale qu'il ne revêt qu'en partie (*ép*, fig. 8 du texte). L'épiderme ne se continue pas, en effet, jusqu'aux bords de la mâchoire supérieure, et il en est de même pour la mâchoire inférieure ; à une certaine distance des bords des deux mâchoires, il se replie et forme une cloison membraneuse reliant ces dernières. Cette membrane épidermique présente un orifice, à travers lequel les cils de l'organe cilié font saillie à l'extérieur, lorsque le bec de l'aviculaire est grandement ouvert. Sur la mâchoire supérieure, l'épiderme est limité au niveau atteint par les parois latérales externes de la mandibule, lorsque le bec est fermé ; sur la mâchoire inférieure, il s'infléchit à la hauteur des bords de la paroi latérale interne ou paroi faciale. Il résulte que la cavité faciale délimitée par l'endocyste ne correspond pas à la cavité faciale formée par l'ectocyste.

Quant à la structure, l'épiderme avicularien présente les mêmes caractères que l'épiderme du bryozoïde. Sur le vivant ou sur les coupes histologiques colorées, il se présente sous la forme d'une membrane nucléée, dont les contours cellulaires ne se révèlent que sous l'action prolongée du nitrate d'argent.

§ 3. — Musculature pariétale

En relation avec les parois avicularienne, on trouve de nombreuses fibres musculaires, dont le plus grand nombre s'insèrent par leurs deux extrémités sur l'ectocyste, tandis que quelques-unes seulement s'insèrent par une de leurs extrémités sur l'ectocyste et par l'autre, sur l'organe cilié. Les premières constituent la *musculature* pariétale ; les autres seront étudiées avec l'organe cilié.

Les différentes fibres de la musculature pariétale se groupent de

manière à constituer divers muscles, qui, d'après leurs insertions, peuvent être divisés en *muscles pariétaux* et *muscles mandibulaires*.

Les *muscles pariétaux* forment quatre groupes. Deux de ces groupes (*mup*, fig. 8 du texte) sont disposés tout à fait latéralement, et sont symétriques par rapport au plan sagittal médian passant par l'aréa ventrale ; ils s'insèrent d'une part, sur les parois latérales de l'aviculaire et dans la région postérieure, et par leur autre extrémité, sur les bords de l'aréa ventrale ; ce sont les *muscles pariétaux* de l'aviculaire. Ils comprennent, chacun, un nombre variable de fibres, généralement de cinq à huit, à extrémités élargies et indépendantes. Leur structure ne diffère pas de celle des fibres musculaires pariétales du bryozoïde, et, comme elles, appartiennent à la catégorie des fibres musculaires lisses.

Les deux autres groupes, l'un dorsal et l'autre ventral, occupent le pédoncule de l'aviculaire (*muf*, *mue*, fig. 8 du texte). Par leurs extrémités distales, ils s'insèrent sur la petite proéminence du bryozoïde supportant le pédoncule, et, par leurs extrémités proximales, se portent, le groupe dorsal (*mue*), sur l'ectocyste crânien de la région postérieure, le groupe ventral (*muf*), sur le bord postérieur calcifié de l'aréa. Les fibres musculaires entrant dans leur constitution sont peu nombreuses, et généralement au nombre de deux pour chaque groupe ; ce sont des fibres lisses très délicates, occupant toute la longueur du pédoncule, où on ne les aperçoit que difficilement sur les préparations colorées en masse. Elles déterminent, par leur contraction, les mouvements exécutés par l'aviculaire autour de son articulation basilaire : le groupe dorsal (*mue*) est *extenseur*, le groupe ventral (*muf*) est *fléchisseur*.

Les *muscles mandibulaires* (*muad*, *muab*, fig. 8 du texte) sont au nombre de quatre groupes, disposés symétriquement deux à deux, par rapport au plan sagittal médian, dorso-ventral. Deux d'entre eux s'insèrent, d'une part, sur les parois latérales de la région crânienne antérieure, et d'autre part, sur la face basale de la mandibule, un peu au-dessous et en dedans du condyle (*muab*, fig. 9 du texte). Leur action a pour but d'abaisser la mandibule ; ce sont donc des *muscles abducteurs mandibulaires*. Les deux autres groupes (*muad*), beaucoup plus importants que les précédents, s'insèrent sur la face dorsale de la région crânienne par une de leurs extrémités, et sur la face interne ou faciale de la mandibule, au sommet même de cette face, par l'autre extrémité ; ce sont des muscles

élévateurs de la mandibule et, par conséquent, des *muscles adducteurs mandibulaires*.

Indépendamment du nombre des fibres musculaires qui les constituent, les muscles mandibulaires, abducteurs et adducteurs, présentent la même structure. Leurs différentes fibres sont libres entre elles distalement, tandis que les extrémités proximales se réunissent en un faisceau formant une insertion tendineuse. Ce sont des fibres musculaires striées qui, sur les coupes colorées à l'hématoxyline et à l'éosine, se montrent formées par une succession régulière de disques roses et de disques violacés, alternant entre eux et de mêmes dimensions (Pl. III, fig. 4, *muab*, *muad*). Elles sont pourvues d'un noyau ovoïde, périphérique, faisant légèrement saillie à la surface de la fibre.

II. — Organe cilié

L'organe cilié (*pa*, fig. 8 du texte), suspendu à l'épiderme facial (*ep*), se trouve relié, d'autre part, aux parois aviculariennes, par un certain nombre d'éléments fibrillaires constituant sa musculature propre. Il est formé par une masse cellulaire qu'un étranglement peu marqué subdivise en deux masses secondaires arrondies : l'une, périphérique, en contact avec l'épiderme, présente une ouverture de laquelle émergent un certain nombre de cils rigides ou soies (*s*) ; l'autre, profonde, donne insertion aux fibrilles précédentes.

Sur les coupes, la structure de cet organe est différente, suivant que l'on considère la partie périphérique ou la partie profonde. La partie périphérique (Pl. III, fig. 4, *pa*) se montre pourvue d'une cavité que limite une couche cellulaire épithéliale à éléments cubiques, communiquant avec la cavité faciale par l'orifice déjà mentionné. Les cellules de cet épithélium qui bordent ce dernier, portent les soies. Enfin, la cavité de l'organe cilié renferme dans tous les cas une substance se colorant fortement par l'hématoxyline, et représentant, sans doute, une mucosité sécrétée par les cellules épithéliales qui, elles-mêmes, prennent une belle coloration violette. Cet épithélium se continue sans ligne de démarcation avec l'épiderme facial ; il est revêtu d'une couche cellulaire externe prenant

moins facilement les colorants, qui n'est qu'une expansion du massif cellulaire constituant la partie profonde de l'organe cilié.

En relation avec la couche cellulaire externe, on trouve de nombreuses fibrilles s'irradiant autour de l'organe cilié (Pl. III, fig. 4, *pa*), et se portant sur les différents points des parois avicularienne s. Ces éléments, pourvus d'un noyau bien apparent, sont des fibres musculaires lisses, non complètement différenciées, et, comme celles que nous avons déjà constatées dans la gaine tentaculaire, elles ne se colorent que très faiblement en rose par l'éosine, dans les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine. Leur propriété contractile est d'ailleurs manifeste, lorsqu'on observe la rétraction de l'organe cilié, de la cavité faciale dans la cavité crânienne, au moment de l'adduction mandibulaire ; elles doivent être considérées comme formant le *muscle rétracteur de l'organe cilié.*

CHAPITRE IV

STRUCTURE DE L'OVICELLE

Les *ovicelles* ou *oécies* sont depuis longtemps considérées, au même titre que les aviculaires, comme des individus coloniaux atteints par le polymorphisme et transformés en appareils servant à la protection de l'embryon, pendant toute la durée de son développement. J'aurai l'occasion, plus tard, de dire ce qu'il faut penser d'une semblable opinion, et je ne retiendrai pour le moment que le fait bien établi, à savoir que c'est dans l'ovicelle (*ov*, fig. 1 et 7 du texte) que s'effectue, chez la *Bugula Sabatieri*, la transformation de l'œuf en larve ciliée.

Il ne sera question, encore ici, que de la structure de l'ovicelle ayant acquis ses caractères définitifs et renfermant un embryon. Les observations sur le vivant peuvent fournir de bonnes indications à cet égard ; mais il est préférable de les faire sur des colonies fixées, colorées en masse, éclaircies au toluène et montées au baume de Canada, et de les compléter ensuite par l'examen de coupes histologiques pratiquées dans les divers sens.

L'ovicelle constitue un renflement à peu près sphérique faisant saillie à la surface frontale de la colonie, placé entre deux bryozoïdes appartenant à une même série longitudinale (*ov*, fig. 1 et 7 du texte). Elle est située immédiatement au-dessus du bord supérieur du bryozoïde inférieur, reposant en partie sur la portion inférieure de la face frontale du bryozoïde supérieur. Elle est formée par la réunion de deux vésicules creuses, dont l'une, la *vésicule inférieure* (*voi*), sphérique, déprime la *vésicule supérieure* (*vos*) qui la recouvre ainsi partiellement, à la manière d'une coiffe ou d'un *casque*, nom qui lui a été donné par quelques auteurs.

Sur les coupes optiques (fig. 10 du texte), la *vesicule supérieure* ou *casque* (*vos*), présente une face externe, convexe, à peu près hémisphérique, se prolongeant inférieurement et du côté dorsal en

un pédoncule qui la relie à la paroi frontale du bryozoïde supérieur (*bs*) ; elle présente encore une face concave, interne par rapport au contour extérieur de l'ovicelle, dans la concavité de laquelle la vésicule inférieure (*voi*) se trouve logée en partie. Cette dernière communique avec la cavité générale du bryozoïde inférieur (*bi*) par un orifice (*o*), situé à l'extrémité inférieure d'un rétrécissement pédonculaire dorsal.

Comme le casque, la *vésicule inférieure* possède une face externe et une face interne, celle-ci en regard de la face interne de la vésicule supérieure. Par suite de l'application étroite des deux vésicules par leur face interne, il existe un espace intervésiculaire, presque virtuel, limité extérieurement par la ligne de séparation des deux faces externes. Or, c'est précisément dans cet espace que s'effectue le développement de l'embryon, dont la présence a pour effet d'éloigner les feuillets internes des deux vésicules, et de former ainsi une cavité intervésiculaire bien évidente (fig. 10 du texte, *eiv*). Il se constitue, en effet, sous la poussée de l'embryon dont les dimensions vont s'accroissant, une invagination de la paroi interne de la vésicule inférieure dans sa cavité propre, déterminant une sorte de nid dans lequel est logé l'embryon, et que recouvre la paroi interne de la vésicule supérieure, à la

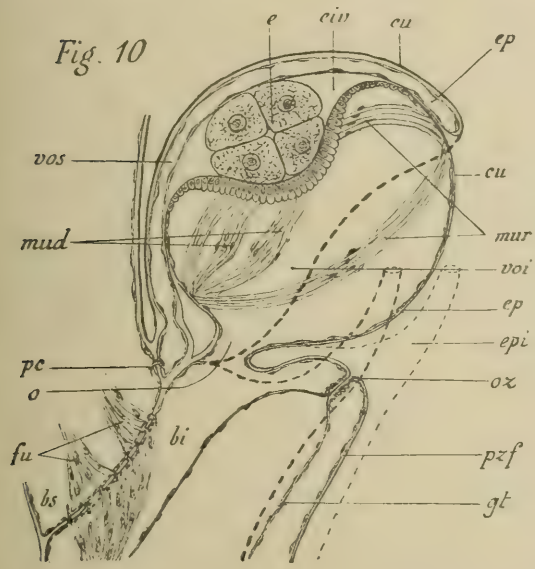


FIG. 10. — *Coupe optique d'une ovicelle de* BUGULA SABATIERI. — *bi*, bryozoïde inférieur. *bs*, bryozoïde supérieur ; *cu*, cuticule ; *e*, embryon ; *eiv*, espace intervésiculaire = cavité d'incubation ; *ep*, épiderme ; *épi*, épines ; *gt*, gaine tentaculaire ; *mud*, muscles dilatateurs de la cavité d'incubation ; *mur*, muscles rétracteurs de la paroi frontale de la vésicule inférieure ; *o*, orifice de communication de la cavité de la vésicule inférieure avec la cavité générale du bryozoïde inférieur ; *oz*, orifice zoécial ; *pc*, pore de communication ; *pzf*, paroi zoéciale frontale ; *voi*, vésicule ovicellienne inférieure ; *vos*, vésicule ovicellienne supérieure.

façon d'une tente. Cependant, les parois internes des deux vésicules continuent à rester en contact très étroit par leur bord, de telle manière que la cavité intervésiculaire, à laquelle je donnerai dorénavant le nom de *cavité d'incubation*, est un espace bien clos, n'ayant aucune communication, soit avec l'extérieur, soit avec les cavités vésiculariennes, soit encore avec la cavité générale des deux bryozoïdes.

En dehors des dispositions morphologiques précédentes, la structure des deux vésicules présente quelques différences nécessitant une étude particulière de chacune d'elles.

1. — Vésicule supérieure ou casque

De même que les parois zoéciales dont la *vésicule supérieure*, ainsi que je l'établirai plus tard, dérive par évagination, les parois de cette vésicule comprennent un *épiderme* ou *endocyste* limitant la *cavité vésicularienne*, revêtu d'une cuticule externe ou *ectocyste*.

§ 1er. — Ectocyste.

L'*ectocyste* de la vésicule supérieure (fig. 10 du texte, *cu*) doit être considéré comme étant la partie de l'ovicelle vraiment protectrice de l'embryon. Ses caractères sont différents avec les deux faces : mince et simplement cuticulaire sur la face interne, la cuticule de la face externe, au contraire, est épaissie et assez fortement calcifiée. Au niveau du pédoncule, elle se continue avec l'ectocyste frontal du bryozoïde supérieur et avec la cuticule de la vésicule inférieure. Enfin, la cloison qui sépare la cavité de la vésicule supérieure de celle du bryozoïde, porte un petit pore de communication (*pc*).

§ 2. — Endocyste.

L'*endocyste* ou *épiderme* a une structure identique à celle déjà décrite pour l'endocyste du bryozoïde et de l'aviculaire. Comme chez ces derniers, il se montre sur les coupes (Pl. III, fig. 5, *vos*) ou dans les préparations colorées en masse (fig. 10 du texte, *ep*) sous la forme d'une membrane très mince, dans l'épaisseur de laquelle

existent des noyaux appartenant à des cellules, dont le contour ne peut être distingué qu'après imprégnation par le nitrate d'argent.

§ 3. — Cavité vésicularienne.

La *cavité de la vésicule ovicellienne supérieure* est dépourvue de tout élément figuré, et les cellules mésenchymateuses que l'on y rencontre dans les stades jeunes du développement de l'ovicelle, paraissent faire complètement défaut chez l'adulte. Il n'est pas douteux cependant qu'elle renferme un liquide nourricier comparable à celui de la cavité générale du bryozoïde.

II. — Vésicule inférieure.

La structure de la vésicule inférieure est quelque peu différente de celle de la vésicule supérieure. Les parois comprennent encore un *ectocyste* et un *endocyste*, mais les caractères de ces derniers sont un peu spéciaux, et de plus, ces parois possèdent une musculature assez complexe, faisant défaut dans la vésicule supérieure Il en est de même pour le contenu de la *cavité vésicularienne*.

§ 1er. — Ectocyste.

L'*ectocyste* est simplement cuticulaire dans toutes ses parties ; il se continue, sur le pourtour de l'orifice vésicularien (*o*, fig. 10 du texte), avec l'ectocyste du bryozoïde inférieur et celui de la vésicule supérieure. Il est étroitement appliqué frontalement contre ce dernier, et se montre épaissi dans toute la région qui avoisine la ligne de séparation des faces internes des deux vésicules ; il forme ainsi un épaississement annulaire rendant l'occlusion de la cavité d'incubation plus complète.

§ 2. — Epiderme ou Endocyste.

L'*endocyste* de la vésicule inférieure présente tous les caractères qu'il possède dans les différentes parties de la colonie : bryozoïde, aviculaire et vésicule supérieure. Il est constitué par une mince membrane nucléée, dont les contours cellulaires ne se montrent que

sous l'action du nitrate d'argent. Cependant une partie de cet épiderme, correspondant à l'excavation dans laquelle est logée l'embryon, offre une structure toute différente. A ce niveau, l'endocyste (fig. 10 du texte, *ep*) est formé de cellules cylindriques reposant par une base uniforme sur la cuticule très amincie de la face interne, tandis que le sommet, arrondi, fait saillie dans la cavité vésiculaire, de manière à donner à la surface de cet épithélium un aspect mamelonné, se traduisant sur les coupes (Pl. III, fig. 6, *ep*) par une disposition festonnée. Ces cellules, environ trois fois plus longues que larges, se colorent fortement et possèdent un noyau assez volumineux, dont la situation dans la cellule est variable. Leur hauteur va diminuant vers les bords de l'excavation, où les éléments possèdent une base de plus en plus élargie, et passent graduellement, quoique assez rapidement, à la forme très aplatie des cellules de l'épiderme normal.

§ 3. — Musculature.

La cavité de la vésicule inférieure, dans une ovicelle renfermant un embryon, est traversée par un grand nombre de fibres musculaires, s'insérant par leurs deux extrémités sur l'ectocyste de la vésicule. Ces fibres constituent quatre groupes musculaires, symétriques deux à deux. Par leur extrémité proximale, ils s'insèrent dans une région commune, sur l'épaississement marginal de la cuticule, un peu au-dessus du pédoncule et dorsalement (fig. 10 du texte, *mud* et *mur*). Deux d'entre eux (*mur*) se portent distalement sur la partie frontale de l'épaississement marginal, et constituent les *muscles rétracteurs* de la paroi frontale de la vésicule inférieure.

Les deux autres groupes (*mud*) se portent par leur extrémité distale sur l'ectocyste de l'excavation ; leurs fibres constitutives, d'autant plus nombreuses que le développement embryonnaire est plus avancé, se séparent les unes des autres au voisinage de l'excavation, et s'insèrent en différents points de cette dernière. Assez fréquemment même, elles forment quatre faisceaux secondaires, deux pour chaque groupe, donnant à l'excavation une forme presque quadrangulaire. Leur action, ayant pour effet d'agrandir la cavité d'incubation, justifie le nom de *muscles dilatateurs de la cavité d'incubation*, sous lequel je les désignerai.

La structure des fibres musculaires composant ces quatre grou-

pes est la même que celle des muscles pariétaux du bryozoïde. Ce sont des fibres lisses, très grêles, légèrement élargies à leurs extrémités et se colorant en rose par l'éosine. Elles sont pourvues d'une très mince gaine protoplasmique, colorée en violet par l'hématoxyline, contenant un noyau allongé (Pl. III, fig. 6, *mur*).

§ 4. — Cavité vésicularienne.

Le *contenu de la cavité vésicularienne* est identique à celui de la cavité générale du bryozoïde, fait qui ne saurait surprendre, attendu que ces deux cavités communiquent grandement entre elles. On y constate un certain nombre de cellules mésenchymateuses réunies par leurs prolongements et formant un plexus délicat. Avec elles, on trouve encore de nombreux leucocytes, de même forme que ceux de la cavité générale du bryozoïde.

CHAPITRE V

APPAREILS PHYSIOLOGIQUES. — NUTRITION

Dans les chapitres précédents, j'ai exposé la structure anatomique des différentes parties de la colonie, observées à leur état adulte. Il me reste à indiquer maintenant quels sont les différents organes auxquels sont dévolues les fonctions dont le but est d'assurer la conservation de ces parties, leur multiplication, et en même temps, les procédés utilisés pour atteindre ces résultats.

I. — Appareil digestif

J'ai déjà signalé, dans la partie du polypide désignée sous le nom de région digestive proprement dite, l'existence de régions secondaires qui, de la *bouche* à l'*anus*, sont : le *pharynx*, l'*œsophage*, l'*estomac* avec sa *portion cardiaque*, son *cæcum* et sa *portion pylorique*, et le *rectum*. Elles constituent une succession de cavités formant la partie essentielle de l'appareil digestif. Mais, les *tentacules* et les différents muscles composant la *musculature pariétale* et la *musculature polypidienne* du bryozoïde jouent aussi un rôle important dans la digestion, et doivent être considérés comme organes annexes de l'appareil digestif.

Le bryozoïde puise dans le milieu extérieur tous les éléments nécessaires à son alimentation, et il ne saurait le faire à l'état de rétraction du polypide, toute communication entre ce dernier et le milieu environnant devenant impossible par l'occlusion de l'orifice diaphragmatique. Ce n'est qu'à l'état d'extension que le polypide, grâce à ses longs tentacules mobiles, explore le milieu environnant et capture les proies dont se nourrit le bryozoïde. Il est donc utile d'indiquer comment s'opèrent les mouvements d'ex-

tension et de rétraction du polypide, qui président à la fonction digestive.

§ 1er. — Dévagination et invagination du polypide

La contraction des nombreuses fibres musculaires constituant les muscles pariétaux du bryozoïde a pour effet, par suite de leur mode d'insertion, de rapprocher l'aréa membraneuse frontale de la paroi zoéciale dorsale. La capacité de la cavité générale du bryozoïde se trouve ainsi diminuée, et le liquide sanguin qu'elle renferme, comprimé d'arrière en avant, vient transmettre la pression dont il est l'objet, à la partie supérieure de la paroi frontale, sur laquelle est situé l'orifice zoécial. Il tend à forcer cet orifice, en exerçant une action distendante sur les parois qui le forment. Sous cette poussée, le liquide de la cavité générale pénètre aussi dans le canal circulaire, et, par là, dans les canaux tentaculaires ; il provoque une certaine turgescence des tentacules qui, à leur tour, compriment le liquide renfermé dans la cavité de la gaine, et celui-ci transmet cette pression aux parois diaphragmatiques. Les muscles pariéto-diaphragmatiques entrant alors en jeu, la résistance des fibres musculaires circulaires du diaphragme est vaincue : l'orifice diaphragmatique et l'orifice zoécial s'ouvrent, et livrent passage aux tentacules. La contraction des muscles pariétaux persiste. La gaine tentaculaire, soulevée par l'action des bandes musculaires pariéto-vaginales, entraîne avec elle tout le polypide ; elle s'évagine et bientôt toute la région tentaculaire se trouve à l'extérieur de la cavité du bryozoïde : *le polypide est à l'état d'extension, il est dévaginé.*

Les mouvements de rétraction du polypide s'accomplissent beaucoup plus rapidement. Par la contraction du muscle grand rétracteur, le polypide se trouve entraîné vers la partie inférieure de la cavité du bryozoïde. Mais, sous leur action, l'invagination n'est pas complète ; après que leur contraction a pris fin, la gaine tentaculaire fait encore hernie à l'extérieur, ainsi que les tentacules. Les bandes pariéto-vaginales entrent de nouveau en jeu, et, par leur contraction, déterminent l'invagination complète de la gaine tentaculaire. Enfin, les fibres musculaires circulaires du diaphragme se contractent à leur tour et la cavité de la gaine tentaculaire ne communique plus désormais avec le milieu extérieur : *le polypide est à l'état de rétraction, il est invaginé.*

Il est assez facile d'analyser ces différents mouvements et d'en pénétrer la composition et la coordination. Toutefois, sur une colonie bien vivante, il ne faut pas essayer d'étudier simultanément les actions des différents muscles; les mouvements ont une exécution trop rapide pour qu'il soit possible d'opérer ainsi, et il est bon de porter son attention successivement sur chaque groupe musculaire. On constate, ainsi, que la paroi frontale est distendue, avant que la pression du liquide de la cavité générale ne se communique au liquide des canaux tentaculaires. De même, dans la rétraction, l'action des muscles pariéto-vaginaux ne devient sensible que lorsque le polypide n'est plus soumis à la contraction du muscle grand rétracteur; en un mot, il y a succession dans les actions des différents muscles.

§ 2. — Préhension et déglutition

Lorsque le polypide est à l'état d'extension, les tentacules se déplacent dans l'eau ambiante, se courbent et se replient indépendamment les uns des autres, et dans des directions différentes. Les cils qu'ils portent sur leur bord interne s'agitent de l'extérieur vers l'intérieur et de haut en bas; ils déterminent un tourbillon entraînant vers le sommet du cône tentaculaire où se trouve la bouche, les spores d'Algues, les Diatomées et les animalcules, tels que les petits Protozoaires, qui se trouvent dans le champ d'exploration des tentacules. On peut se rendre facilement compte de ce mode de préhension, en ajoutant quelques poussières de carmin à l'eau dans laquelle on les observe.

Le polypide se retire souvent, et d'une manière presque rythmique, dans la cavité générale, et, après chaque rétraction, on peut constater la présence d'une particule alimentaire nouvelle dans l'œsophage. A chaque rétraction correspond donc une déglutition. On peut conclure de ces faits, que ce n'est qu'après la rétraction du polypide, que la résistance des fibres musculaires péri-pharyngiennes se trouve vaincue par la poussée exercée par l'eau emprisonnée dans le cône tentaculaire, au moment de la rétraction du polypide. La bouche et le pharynx se dilatent, et le passage des particules alimentaires du cône tentaculaire dans l'œsophage a lieu alors sous la poussée des cils vibratiles que porte l'épithélium pharyngien, lesquels se meuvent de dehors en dedans.

§ 3. — Digestion œsophagienne

L'œsophage, ainsi que je l'ai fait remarquer dans l'étude de la structure de ses parois, a un rôle purement mécanique dans la digestion. Les bandes épaissies de renforcement que présentent les membranes cellulaires latérales de son épithélium, la cuticule dont celui-ci est revêtu, les saillies massives qu'il forme, et surtout, les fibres musculaires circulaires très puissantes dont il est entouré, sont autant de caractères histologiques indiquant *à priori* les attributions mécaniques de l'œsophage dans la digestion. C'est, en effet, ce que l'on peut vérifier, soit sur le vivant, soit sur les coupes. Il n'est pas rare de rencontrer des carapaces de Diatomées ou de Foraminifères dans les différentes parties du tube digestif, et quelquefois même à l'intérieur du cône tentaculaire. Or, dans ce dernier, les carapaces sont intactes, tandis que dans l'œsophage, on les trouve le plus souvent fragmentées, leurs débris étant encore réunis par la substance qu'ils protégeaient ; enfin, ces fragments se retrouvent isolés dans la portion pylorique de l'estomac.

Les parois œsophagiennes sont soumises à des contractions assez violentes, les rapprochant les unes des autres et mettant en contact les surfaces cuticulaires de l'épithélium. Les particules alimentaires, qui, comme les Diatomées et les Foraminifères, possèdent un test calcaire, sont écrasées par ces contractions, et ces corps, qui primitivement n'auraient pu atteindre l'estomac, par suite des dimensions de plus en plus faibles que présente l'infundibulum œsophagien, franchissent ainsi triturés l'orifice cardiaque et tombent dans la cavité stomacale.

§ 4. — Digestion stomacale

Les aliments ne séjournent pas également dans les différentes parties de l'estomac. Ils passent rapidement de la portion cardiaque dans le cæcum, où ils s'accumulent, et ne le quittent que sous forme d'excreta gagnant la région pylorique, après avoir été à peu près complètement digérés.

Nous avons vu qu'à l'exception de la région pylorique et d'une petite portion frontale du cæcum, l'épithélium stomacal se présentait dans toute son étendue avec les mêmes caractères glandulaires,

Les cellules qui le composent, cylindriques et à extrémité arrondie regardant la cavité stomacale, renferment un protoplasme qui, finement granuleux dans la portion basilaire, devient graduellement vésiculeux au fur et à mesure qu'il se rapproche de la portion périphérique. Ces vésicules correspondent aux granulations rouge-brun que l'on observe sur le vivant dans l'épaisseur des parois stomacales, dont la substance colorante est dissoute par les réactifs. Quoi qu'il en soit, les vésicules atteignent leurs dimensions maxima, soulèvent progressivement la membrane cellulaire périphérique qui, finalement, se rompt, livrant passage au contenu vésiculaire, lequel se déverse dans la cavité stomacale sous forme de globules d'une substance très finement granuleuse. Cette sécrétion glandulaire, soit par les contractions stomacales, pour les globules de la région cardiaque, soit sous la simple action de la pesanteur, pour ceux de la région pré-pylorique, se condense dans le cæcum stomacal, où elle se trouve en contact avec les aliments ingérés.

Pendant que la digestion stomacale s'opère, le polypide ne se dévagine plus à l'extérieur. Les contractions des parois de l'estomac sont très fréquentes, et les aliments subissent avec les globules de sécrétion un brassage assez accentué, facilitant l'action digestive de ces derniers.

Quelle est la nature de cette sécrétion ?

L'étude microchimique des cellules glandulaires stomacales présenterait sans doute beaucoup d'intérêt ; mais, outre que les dimensions des polypides rendent de semblables recherches très délicates, l'opacité des parois cæcales empêche toute observation directe, relative à l'action de cette sécrétion sur les substances appropriées que l'on fait ingérer au polypide. Tous les essais que j'ai tentés dans ce but sont restés sans résultat, et tenant compte de la coloration qu'elle présente sur le vivant, on peut seulement supposer que cette sécrétion renferme des principes comparables à ceux entrant dans la constitution de la bile.

Par une contraction des parois cæcales, les résidus de la digestion stomacale atteignent la région pylorique, où ils tombent sous l'action des cils vibratiles qui leur impriment un mouvement circulaire assez rapide, tantôt de droite à gauche et tantôt de gauche à droite. Après un séjour de quelque durée dans la région pylorique, ces excreta prennent la forme de boulettes qui, sous l'impulsion d'une nouvelle contraction stomacale, gagnent le rectum.

§ 5. — Digestion rectale

Une fois parvenus dans la cavité du rectum, les résidus de la digestion s'imprègnent de la substance sécrétée par les cellules de l'épithélium rectal. Ils s'agglutinent entre eux et forment des fèces arrondies que le polypide rejette dans le milieu extérieur, pendant une de ses dévaginations. La sécrétion des cellules épithéliales du rectum joue le rôle d'une sorte de ciment, unissant les débris de la digestion.

II. — Appareil circulatoire

Il n'existe pas d'appareil circulatoire spécial dans le bryozoïde. La cavité générale et ses dépendances : le canal circulaire et les canaux tentaculaires, avec lesquels elle communique par l'intermédiaire de l'orifice du canal circulaire, renferment un liquide représentant le fluide nourricier du bryozoïde, le *liquide sanguin*. Celui-ci, légèrement coloré en vert, renferme de nombreux éléments libres, les *leucocytes*.

Les divers mouvements exécutés par le polypide, soit dans les contractions de la région digestive, soit lorsqu'il se dévagine ou s'invagine, déterminent dans le liquide sanguin des fluctuations suffisamment étendues pour que le renouvellement du milieu nutritif soit assuré.

Les *leucocytes*, qui représentent les éléments figurés du sang, appartiennent à deux formes principales : les uns sont constitués par des amas fusiformes de granules réfringents, sphériques, baignant dans un protoplasme commun ; ils occupent le plus généralement une situation pariétale et sont appuyés contre l'endocyste. Je les désignerai sous le nom de *leucocytes sphérulaires* (Pl. III, fig. 10, *ls*). Les autres, bien différents des précédents, sont formés par un nombre variable de vésicules plus ou moins développées et groupées entre elles ; je les appellerai *leucocytes vésiculaires* (Pl. III, fig. 10, *lv*).

Sur le vivant, ou après coloration par le vert de méthyle ou le carmin de Schneider, les *leucocytes sphérulaires* se montrent réunis entre eux ou avec les éléments du tissu mésenchymateux, par les

prolongements que forment leurs extrémités effilées. Sur les coupes histologiques colorées à l'hématoxyline et à l'éosine, les granules réfringents des leucocytes sphérulaires présentent une belle coloration rose, homogène, tandis que le protoplasme dans lequel ils baignent, très réduit, finement granuleux, est légèrement coloré en violet, ainsi que le noyau ovoïde que ces leucocytes possèdent.

Les *leucocytes vésiculaires* ne sont constitués quelquefois que par une seule vésicule ; mais le plus souvent, ils en offrent deux, trois, quatre et même un plus grand nombre, disposées à la manière des secteurs d'une sphère, à faces en contact planes et à faces libres arrondies, ou simplement disposées en une série linéaire, moniliforme. Quel que soit le nombre de leurs vésicules, ces *leucocytes* présentent toujours des prolongements périphériques, effilés, à l'aide desquels il se réunissent entre eux, ou bien aux leucocytes sphérulaires, ou encore aux éléments du tissu mésenchymateux. Cependant, ils peuvent perdre toute relation et devenir libres dans la cavité générale, après avoir rétracté leurs anastomoses et avoir émis à leur périphérie un certain nombre de prolongements pseudopodiques ; ils se déplacent alors dans le liquide sanguin et méritent le nom d'*amibocytes* (Pl. III, fig. 12, *lv*).

Sur le vivant, les leucocytes vésiculaires possèdent une coloration variant entre le vert-clair et le vert-jaune ; ils paraissent être constitués par un liquide, au sein duquel baignent quelques fines granulations vertes, situées pour la plupart contre les parois intervésiculaires ou périphériques. Cependant, un certain nombre de ces granulations, deux, trois, ou davantage, occupent le sein même du liquide vésiculaire et s'y déplacent, agitées par un mouvement brownien continu et assez rapide.

Lorsqu'on traite un rameau d'une colonie de *Bugula Sabatieri* par le vert de méthyle ou le carmin de Schneider, ou que l'on emploie ces colorants fixateurs sur lame, après dissociation d'une branche de la colonie, on constate que de tous les leucocytes vésiculaires qui étaient primitivement globuleux, il ne reste plus que des membranes plus ou moins ratatinées, ayant laissé échapper leur contenu liquide et formant une sorte de réticulum granuleux comprenant un noyau cellulaire (Pl. III, fig. 11, *lv*). Quel que soit le réactif fixateur que l'on emploie, on obtient toujours les mêmes résultats. J'ai essayé la plupart des fixateurs, soit à froid, soit à différentes températures et jusqu'à leur degré d'ébullition, et dans

aucun cas, je n'ai pu empêcher de se produire le phénomène qui détruit les leucocytes vésiculaires, qui les déforme et leur donne un aspect méconnaissable, en même temps qu'il rend très difficiles les observations relatives à leur structure. Toutefois, si l'on suit très attentivement et d'une manière continue l'action des réactifs, et plus particulièrement celle des colorants fixateurs, on peut surprendre le phénomène déformateur et découvrir la structure de ces leucocytes. Au début de la coloration, on remarque que ces éléments sont formés par une mince zone protoplasmique périphérique, dont les granulations ont une disposition franchement réticulée, légèrement épaissie au niveau du noyau qui est pariétal, entourant une ou plusieurs masses liquides dans lesquelles flottent les granulations à mouvements browniens. Quelques secondes (20-25) après que les leucocytes sont soumis à l'action du réactif, on les voit rompre brusquement leur membrane limitante, rejeter leur contenu liquide, et tout autour des leucocytes ainsi dénaturés, on peut observer les granulations à mouvements browniens s'agiter encore pendant un certain temps.

Quant au rôle qui est dévolu aux deux sortes de leucocytes dans l'économie, il est assez difficile à préciser, et j'aurai, dans la deuxième partie de ce travail, l'occasion de revenir sur ce sujet.

III. — Appareil respiratoire

Un appareil respiratoire spécial fait défaut chez la *Bugula Sabatieri*, comme d'ailleurs chez tous les Bryozoaires. La respiration y est simplement cutanée et s'effectue par tous les points de la surface du bryozoïde, en contact avec l'eau ambiante. Les échanges osmotiques, entre cette dernière et le liquide sanguin, sont particulièrement favorisés au niveau de l'aréa membraneuse frontale, où la cuticule n'est pas calcifiée. Les échanges respiratoires ont encore lieu par toute la surface de la région tentaculaire, gaine et tentacules, lorsque le polypide est dévaginé.

Les aviculaires, sans cesse en mouvement, les déplacements des tentacules et le tourbillonnement de leurs cils vibratiles renouvellent d'une façon à peu près continue le milieu respiratoire, et par là, aident à la respiration.

IV. — Excrétion

L'étude anatomique du bryozoïde adulte ne nous a révélé l'existence d'aucun organe spécial auquel serait dévolue la fonction excrétrice.

La cavité générale est une cavité essentiellement close, ne présentant aucune communication directe avec le milieu extérieur, par laquelle les substances de rebut, provenant de la désassimilation ou de l'absorption de matières solubles non assimilables, pourraient être expulsées de l'organisme. Il y a donc lieu de se demander quelle est la destinée de ces substances. Sont-elles rejetées dans le milieu extérieur par les tissus entrant en relation directe avec lui? Ou bien, sont-elles simplement accumulées et conservées dans certaines parties de l'organisme?

Si l'on fait vivre des colonies de *Bugula Sabatieri* dans de l'eau de mer additionnée d'une solution physiologique de matière colorante, telle que le carmin d'indigo, la vésuvine ou le carmin ammoniacal, on constate que, dans ces colonies, quelques tissus seulement éliminent ces substances au profit de tous les autres. C'est ainsi, par exemple, qu'après un séjour de vingt-quatre heures dans de l'eau de mer légèrement teintée par le carmin d'indigo, les leucocytes vésiculaires des différents individus de la colonie ont acquis une belle coloration bleue. Tous sont colorés, en effet, soit qu'ils appartiennent à un bryozoïde pourvu d'un polypide actif, soit à un blastozoïde terminal ou sub-terminal ne renfermant qu'un polypide en voie de développement, soit, enfin, qu'ils appartiennent à un bryozoïde dont le polypide a dégénéré. Cependant, la coloration bleue est d'autant plus accusée que les leucocytes sont situés dans un bryozoïde possédant un polypide actif. Le carmin d'indigo pénètre par osmose, à travers les parois zoéciales, dans la cavité générale d'où il est éliminé par les leucocytes vésiculaires. A chacune de ses dévaginations, le polypide absorbe aussi une certaine quantité de la substance colorante qui, après diffusion à travers les parois de la cavité digestive, passe dans le liquide de la cavité générale d'où les leucocytes l'éliminent encore. Ainsi s'explique la coloration plus

accentuée que possèdent les leucocytes des bryozoïdes pourvus d'un polypide adulte et actif.

On obtient les mêmes résultats par l'emploi de la vésuvine ; mais, dans ce cas, les leucocytes ne sont pas les seuls éléments se montrant colorés après un séjour de vingt-quatre heures dans la solution physiologique. Les différentes parties du polypide, tentacules et région digestive proprement dite, possèdent une légère coloration jaunâtre, accusée surtout au niveau de l'estomac, dont les granulations brunes ont acquis une teinte beaucoup plus foncée. Les tractus funiculaires eux-mêmes présentent aussi quelques fines granulations jaunes.

Avec le carmin ammoniacal, au contraire, les leucocytes conservent toujours leur coloration normale, quelle que soit la durée de l'immersion subie par la colonie. Après un séjour de vingt-quatre heures dans la solution physiologique de carmin ammoniacal, seules, les cellules épithéliales du rectum et de l'estomac offrent une légère coloration rose, due à la présence du carmin éliminé par les granulations de ces cellules.

Une semblable coloration des parois digestives se produit aussi avec le carmin d'indigo, lorsque l'immersion des colonies est prolongée après les premières vingt-quatre heures. Les granulations des cellules du bord externe des tentacules se montrent colorées en bleu, après une période de quatre jours. Mais une immersion d'une plus grande durée n'a d'autre résultat — et il en est de même avec le carmin ammoniacal — que d'occasionner la dégénérescence des polypides et finalement la mort de la colonie. Les tractus funiculaires et les autres tissus du bryozoïde se montrent réfractaires à l'élimination de ces deux substances.

De ces observations, on conclut que tous les tissus du bryozoïde en se comportent pas également dans l'élimination des substances colorantes entrant dans les solutions physiologiques, et que les mêmes tissus n'ont pas une réaction égale vis-à-vis de ces diverses substances. Les leucocytes, malgré leur rôle négatif vis-à-vis du carmin ammoniacal, et les granulations des cellules épithéliales du rectum, de l'estomac et du bord tentaculaire externe, doivent être considérés comme des éléments spécialement chargés de l'élimination des produits solubles d'excrétion. Les granulations du tissu funiculaire ne peuvent pas être séparées des précédentes, bien que leur rôle excréteur soit beaucoup plus limité.

Ainsi se trouvent déterminées expérimentalement les parties de l'organisation du bryozoïde, auxquelles la fonction excrétrice paraît être dévolue. Les granulations rectales et stomacales sont déversées dans la lumière du tube digestif, au moment de la sécrétion des cellules qui les renferment, et sont rejetées dans le milieu extérieur avec les fèces. La destinée des granulations des tentacules et du tissu funiculaire ne saurait être la même.

L'observation, sous le microscope, d'un rameau d'une colonie de *Bugula Sabatieri* possédant quelques polypides adultes, permet de constater, lors de l'extension de ces derniers, la présence dans le voisinage des tentacules d'un certain nombre de petites vésicules, sans cesse rejetées hors de l'espace intertentaculaire par le tourbillonnement des cils vibratiles des tentacules. Ces vésicules, dont le nombre est d'autant plus grand que l'extension du polypide a lieu depuis un temps plus long, possèdent la coloration générale des cellules tentaculaires. Leur contenu est finement granuleux ; on y remarque une, deux, quelquefois trois granulations sphériques, qui, lorsque la colonie a séjourné dans une des solutions physiologiques précédentes, présentent la coloration de la solution. Au premier abord, ces vésicules simulent autant d'Infusoires dont on n'apercevrait pas les cils. Mais si on examine très attentivement les tentacules eux-mêmes, on ne tarde pas à assister à la production de ces sphérules, aux dépens des cellules épithéliales du bord tentaculaire externe. On remarque, en effet, que parmi ces dernières, quelques-unes portent extérieurement une légère saillie formant hernie, laquelle s'étrangle de plus en plus, jusqu'à se séparer complètement de la cellule qui l'a produite, et, devenue libre, elle tombe sous l'action des cils vibratiles tentaculaires qui la rejettent dans le milieu extérieur. Par ce moyen, les cellules tentaculaires se débarrassent des granulations excrétrices.

Quant aux produits éliminés par les granulations du tissu funiculaire, dans les conditions expérimentales où les colonies ont été placées, ils me paraissent être abandonnés plus tard, par simple osmose, au liquide de la cavité générale, d'où ils passent aux leucocytes, ou aux granulations de l'épithélium digestif, ou encore à celles des tentacules. Si l'on replace, en effet, dans de l'eau de mer ordinaire, une colonie ayant vécu dans une solution physiologique de vésuvine, la coloration jaune des granulations funiculaires disparaît complètement au bout de deux jours ; c'est donc que ces gra-

nulations ont abandonné leur substance colorante aux autres éléments capables de l'éliminer.

Enfin, les leucocytes n'abandonnent à aucun moment de leur existence les produits qu'ils ont éliminés, ainsi qu'il résulte des faits expérimentaux. Une colonie, ayant subi une immersion de deux jours dans une solution de carmin d'indigo, possédait encore tous ses leucocytes franchement colorés en bleu, quarante-neuf jours après avoir été reportée dans de l'eau de mer ordinaire.

En conséquence, l'épithélium du bord tentaculaire externe et les cellules épithéliales de l'estomac et du rectum doivent être considérés comme étant de véritables organes excréteurs. Quant aux autres tissus du bryozoïde, qui, comme le tissu funiculaire et les leucocytes, débarrassent le liquide de la cavité générale des produits de la désassimilation, ils jouent plutôt le rôle d'accumulateurs.

CHAPITRE VI

APPAREIL REPRODUCTEUR. — REPRODUCTION SEXUÉE

Tous les Bryozoaires possèdent la propriété de se multiplier par voie sexuée. Tous possèdent également la faculté de se reproduire par bourgeonnement, et, dans la plus grande majorité des cas, les bourgeons ne se séparent jamais de l'organisme producteur, auquel ils restent associés et forment une colonie. De même, chez tous les Ectoprocres, le polypide des différents bryozoïdes, après avoir vécu un certain temps à l'état adulte, dégénère et est généralement remplacé par un nouveau polypide, appelé *polypide régénéré*.

Chez la *Bugula Sabatieri*, on trouve ces différents modes de reproduction partielle ou totale du bryozoïde : *reproduction sexuée, reproduction asexuée* ou *par bourgeonnement* et *régénération ;* et je vais en décrire successivement les caractères, en commençant par la reproduction sexuée.

Des différents bryozoïdes entrant dans la constitution d'une colonie de *Bugula Sabatieri*, tous ne produisent pas des éléments sexués : l'oozoïde et les premiers blastozoïdes coloniaux ne donnent naissance, à aucun moment de leur existence, à des éléments générateurs sexuels. Il semble que ces bryozoïdes n'aient pas acquis toute la force nécessaire pour la production de tels éléments. Sauf cette exception, tous les autres blastozoïdes produisent, au moins une fois dans leur existence, des germes sexués, des *œufs* et des *spermatozoïdes*.

I. — Ovogenèse

Dans les bryozoïdes adultes, à polypide complètement développé, on trouve un ou deux ovaires, le plus souvent un seul, suspendus aux cordons funiculaires (Pl. III, fig. 13, *ova*), ou aux anastomoses

du réseau mésenchymateux pariétal (Pl. I, fig. 4, et Pl. III, fig. 14 et 16, *ova*), ou bien encore au revêtement péritonéal du cæcum stomacal (Pl. I, fig. 3, et Pl. II, fig. 13, *ova*). Quelle que soit la situation qu'il occupe, un tel ovaire est formé par un petit nombre de grosses cellules ovulaires (*ovu*), une à trois, entourées d'une très fine membrane folliculaire (*f*) se continuant sans délimitation avec le pédoncule d'insertion de l'ovaire.

Dans les blastozoïdes jeunes, soit par l'observation directe sur le vivant, soit par l'examen comparatif des coupes histologiques, on peut suivre pas à pas la genèse des différentes parties constitutives de l'ovaire adulte. Il n'est pas rare de rencontrer, parmi les éléments libres de la cavité d'un blastozoïde terminal renfermant un polypide à l'état de rudiment massif, un certain nombre de cellules qui, par leurs grandes dimensions et leurs caractères histologiques, se désignent déjà comme éléments ovulaires (Pl. V, fig. 7 et 9, *ovu*). Ce sont de grosses cellules arrondies, possédant un noyau de grande taille, dont la chromatine a une disposition réticulée très évidente ; dans chaque noyau se trouve un nucléole très apparent, occupant une situation à peu près centrale, et renfermant lui-même un nucléole qui se distingue assez facilement dans les préparations colorées.

On rencontre encore de telles cellules ovulaires dans les blastozoïdes terminaux, ou sub-terminaux dont le polypide est à un stade de développement plus avancé ; mais, dans ces derniers, elles ne sont plus libres dans la cavité générale, et ces cellules font partie, soit du revêtement externe du polypide (Pl. V, fig. 14, *ova*), soit du tractus funiculaire central (Pl. III, fig. 14, *ovu*), soit des cordons funiculaires transversaux (Pl. III, fig. 13, *ovu*), soit, enfin, du réseau mésenchymateux pariétal (Pl. III, fig. 14 et 16, *ova*).

Dans certains blastozoïdes terminaux, l'apparition des cellules ovulaires n'est pas aussi hâtive que dans le premier cas, et ce n'est que lorsque les divers tissus du blastozoïde se sont bien différenciés, que les cellules ovulaires se différencient à leur tour, soit aux dépens du tissu funiculaire, soit aux dépens du tissu péritonéal. Quel que soit le moment où apparaissent les éléments ovulaires, ils font toujours partie, tôt ou tard, du tissu mésenchymateux, et constituent un amas cellulaire dont toutes les unités présentent les caractères cytologiques que j'ai indiqués précédemment.

Au fur et à mesure du développement du blastozoïde, et par conséquent du polypide, on peut constater que quelques-uns des éléments constitutifs de ces amas ovulaires prennent une grande prédominance sur les autres. Cette différenciation dans les dimensions des cellules ovulaires, d'abord identiques entre elles, ne marche pas sans entraîner avec elle des modifications importantes dans leur structure. Les plus grandes, au nombre d'une, assez souvent de deux, rarement de trois, conservent leurs caractères primitifs, qui vont même s'accentuant. Le noyau, toujours volumineux, montre un réseau chromatique granuleux dont les mailles s'agrandissent de plus en plus ; le nucléole, dont le nucléolule est toujours bien distinct, devient excentrique. Le protoplasme, d'abord finement granuleux, se colorant en rose violacé dans les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine, devient assez grossièrement granuleux et se colore de plus en plus en rose, par suite de l'apparition, dans sa constitution, des granulations vitellines qui montrent une grande électivité pour l'éosine.

Les autres cellules du massif ovarien, au lieu de s'accroître, présentent plutôt des signes de régression. Elles perdent leurs caractères ovulaires : le nucléole disparaît dans le noyau, dont le réticulum chromatique se fragmente et lui donne un aspect quelque peu massif. Elles entourent les grosses cellules ovulaires à la surface desquelles elles s'aplatissent, et deviennent d'autant plus minces que les ovules ont un développement plus grand ; elles constituent ainsi progressivement le revêtement folliculaire. Toutes cependant ne sont pas employées à la constitution du follicule, et quelques-unes forment le pédicule de suspension de l'ovaire.

Tel est le développement et la structure de l'ovaire au moment qui précède le stade de maturité des ovules. L'ovaire est constitué par un certain nombre d'éléments cellulaires, tous d'origine mésenchymateuse et primitivement de même morphologie, dont un très petit nombre s'accroissent, semble-t-il, aux dépens de ceux qui les entourent : les premiers donnent les *ovules*, les seconds forment le *follicule*.

II. — Spermatogenèse.

Lorsqu'on observe sur le vivant un bryozoïde en état de reproduction sexuée, on constate, dans la portion inférieure de la cavité

générale, la présence d'un très grand nombre de petites masses sphériques, à surface mamelonnée, ayant un aspect morulaire caractéristique (Pl. I, fig. 3 et 4, *sp*). Quelques-unes de ces petites morules se déplacent au sein du liquide nourricier, et, lorsqu'on les examine un peu plus attentivement, elles se montrent pourvues de fins prolongements périphériques irradiés, se mouvant à la manière de cils vibratiles. Si l'on suit pendant quelques instants l'évolution d'une de ces morules ciliées, on ne tarde pas à assister à la mise en liberté de ces prolongements, lesquels nagent alors dans le liquide de la cavité générale, sous la forme de petits filaments ayant une de leurs extrémités légèrement renflée ; ce sont des *spermatozoïdes*. Les différentes morules représentent des *amas spermatoblastiques*, dont les morules ciliées ne sont qu'une des dernières phases du développement.

Sur les coupes pratiquées dans un semblable bryozoïde, les masses spermatoblastiques, entassées les unes sur les autres, sont très nombreuses, et il est difficile d'en découvrir la genèse. Cependant, on peut y remarquer que les diverses morules, dont les dimensions en volume subissent peu de variations, sont constituées par une substance protoplasmique fondamentale, à la périphérie de laquelle des noyaux cellulaires semblables se trouvent assez régulièrement disposés. Ceux-ci font légèrement saillie à la surface de la masse protoplasmique et en soulèvent la membrane limitante. On peut encore remarquer que les noyaux, qui possèdent des dimensions différentes, suivant les morules dans lesquelles on les considère, se rangent autour de trois tailles distinctes : les uns, relativement gros, ont environ de 2 μ 7 à 3 μ de diamètre, d'autres de 2 μ à 2 μ 3, enfin, les plus petits ont 1 μ 2 à 1 μ 5 ; et il est facile de constater que ce sont les morules possédant les noyaux de plus petite taille, qui se convertissent en morules ciliées et donnent par leurs différenciations les spermatozoïdes.

Si, au contraire, on s'adresse aux coupes de jeunes blastozoïdes, chez lesquels la fonction reproductrice commence à peine de s'établir, et qu'on compare la morphologie des différents éléments contenus dans la cavité générale de plusieurs d'entre eux, on observe qu'il existe un lien génétique entre les morules à noyaux de tailles différentes, et que, les unes comme les autres, dérivent de l'évolution d'une cellule primitive, la *cellule initiale spermatoblastique*.

Ces *spermatoblastes primordiaux* apparaissent de très bonne heure. On peut déjà les reconnaître sur la figure 14 (Pl. V), représentant la coupe d'un jeune blastozoïde terminal, où ils sont situés au voisinage des cordons funiculaires (*fu*), dans la partie inférieure de la cavité du bourgeon. Ils sont beaucoup plus nombreux encore (*sp*) dans le jeune bryozoïde, dont la figure 14 (Pl. II) représente la portion inférieure ; il en est de même dans la figure 17 (Pl. III).

Sur les coupes de bryozoïdes un peu plus âgés que les précédents, tels que celui dont la figure 18 (Pl. III) représente une portion de coupe longitudinale, avec les initiales spermatoblastiques, on trouve aussi des éléments qui, malgré les caractères quelque peu différents qu'ils présentent, doivent être considérés comme provenant des spermatoblastes initiaux. Les uns (Pl. III, fig. 19, c_2) renferment deux noyaux ; d'autres (c_3) en contiennent quatre ou un plus grand nombre (*psp*) ; entre cette dernière forme et la première, on peut retrouver tous les intermédiaires, dans lesquels une masse commune de protoplasme, le protoplasme de l'initiale spermatoblastique, renferme un nombre de plus en plus grand de noyaux, provenant des divisions successives du noyau de la cellule spermatoblastique initiale. Il se forme ainsi, au profit de cette dernière, une morule spermatoblastique dont les noyaux, après un stade de repos succédant aux dernières divisions, possèdent tous un diamètre oscillant entre 2 μ 7 et 3 μ. C'est une *première génération de noyaux*. Elle est suivie d'une nouvelle génération obtenue par une seule division de ses noyaux, la *seconde*, qui, à son tour, et par une nouvelle division s'effectuant après une seconde phase de repos, donne une *troisième génération ;* et tandis que les noyaux de seconde génération varient entre 2 μ et 2 μ 3, les noyaux de la troisième sont compris entre 1 μ 2 et 1μ 5.

Ainsi se constituent les différentes morules non ciliées, renfermées dans la cavité générale des bryozoïdes. Chacune d'elles tire son origine d'une cellule spermatoblastique initiale, dont le noyau, par des divisions répétées, fournit les trois générations, tandis que le protoplasme forme le protoplasme morulaire.

J'ai déjà dit que la différenciation des morules ciliées s'effectuait aux dépens des morules à noyaux les plus petits, et par conséquent, aux dépens des morules de troisième génération. Mais, avant d'exposer les changements qui s'opèrent dans ces dernières pour se transformer en morules ciliées, je dois donner quelques indications

sur le mode de division présidant à la formation de ces différentes générations nucléaires.

Les divisions du noyau de la cellule spermatoblastique initiale ne présentent jamais une figure cinétique évidente, et, dans aucun cas, je n'ai observé l'existence d'un fuseau achromatique. Ainsi qu'on peut le voir dans quelques-uns des spermatoblastes initiaux portant l'indication *c* (Pl. III, fig. 19), la nucléine semble être dispersée au sein du caryoplasme, sous la forme d'une poussière ; chez quelques autres de ces spermatoblastes (c_1), ces fines granulations chromatiques sont groupées, au contraire, et constituent deux bandes transversales, entre lesquelles je n'ai pu distinguer une structure pouvant être attribuée à la présence d'un fuseau achromatique. Enfin, la manière dont les noyaux se disposent dans les divisions successives (Pl. III, fig. 19, c_3), fait penser à une sorte de clivage pouvant être rapproché du mode de *division directe par pulvérisation nucléinienne,* signalée par M. **Sabatier** (93), et après lui, par quelques autres auteurs. *La première génération des noyaux spermatoblastiques serait donc le résultat de divisions amitotiques.*

Quant à la formation des deux autres générations, les divisions nucléaires ont lieu mitotiquement. L'on peut voir des figures cinétiques bien évidentes dans les noyaux de première génération de la morule *psp* (Pl. III, fig. 20), ainsi que dans les noyaux de deuxième génération de la morule *dsp* (Pl. III, fig. 20).

Les modifications subies par les amas spermatoblastiques de troisième génération (Pl. III, fig. 21, *tsp*), pour la production des spermatozoïdes, ne s'observent qu'avec beaucoup de difficultés, par suite même des dimensions très réduites des éléments. Après le stade de repos qui succède à la formation de la troisième génération nucléaire, chacun des noyaux de la morule prend un aspect homogène et se colore fortement dans les diverses teintures. Ils s'entourent d'une mince auréole d'une substance peu colorée, laquelle se porte de plus en plus vers le pôle périphérique du noyau, par rapport à la morule. *Noyau* et *auréole périnucléaire sont les deux seules parties qui évoluent dans la constitution du spermatozoïde.*

La couche périnucléaire forme au pôle extérieur, ou périphérique, du noyau une saillie conique se livrant passage à travers la membrane morulaire. Cette saillie s'allonge graduellement, s'effile et

constitue le prolongement vibratile de la morule ciliée (Pl. III, fig. 22).

Dans le noyau, l'homogénéité primitive disparaît, faisant place à une disposition bien définie : la partie du noyau correspondant au pôle profond se montre très fortement colorée par les réactifs nucléaires, tandis que la partie du pôle périphérique prend peu les colorants et ne présente qu'une très faible coloration, presque indistincte (Pl. III, fig. 22). A l'aide des forts grossissements, on constate que ces deux parties ont une structure vésiculeuse. Aux stades suivants du développement du spermatozoïde, les rapports de situation des deux parties changent. La portion vésiculaire périphérique, à peu près incolore, entoure progressivement les vésicules colorées qui deviennent de plus en plus centrales, et constituent une série longitudinale occupant l'axe du noyau, devenu très allongé (Pl. III, fig. 23 et 24). Ces dispositions s'accentuent graduellement (Pl. III, fig. 25-27), et, dans le spermatozoïde complètement développé, on peut distinguer encore, dans le renflement céphalique, un corps réfringent et très fortement coloré, formé par la condensation des vésicules axiales, et entouré d'une mince couche hyaline, effilée à l'extrémité profonde, constituée par les vésicules incolores.

Quant au filament caudal, que j'ai dit être produit par la zone périnucléaire, il offre une structure de plus en plus dense, au fur et à mesure de son allongement. Primitivement hyaline, cette zone présente, bientôt après son apparition, un réticulum qui, dans le prolongement externe, resserre ses mailles et forme une traînée granuleuse axiale (Pl. III, fig. 22-27), autour de laquelle viennent se confondre progressivement les mailles périphériques.

Il résulte donc de ces observations que, dans les spermatozoïdes libres, la partie renflée ou céphalique est essentiellement constituée par la différenciation du noyau de troisième génération, tandis que le filament caudal est formé par la couche de substance périnucléaire qui s'est développée autour de ce noyau, et sur l'origine de laquelle je ne peux donner aucune indication.

Une fois que les spermatozoïdes ont atteint leur complet développement, ils se dégagent du protoplasme commun de la morule dans lequel ils sont engagés par leur extrémité céphalique, et nagent dans le milieu ambiant. Ce protoplasme, qui représente toujours le protoplasme de la cellule spermatoblastique initiale, tombe en dégé-

nérescence et constitue finalement un globule sphérique, comparable aux *corpuscules de rebut* que je signalerai plus tard dans la métamorphose larvaire.

Quant à l'origine des cellules spermatoblastiques initiales, elles dérivent toutes de la différenciation d'éléments mésenchymateux se détachant des cordons funiculaires, dans la partie inférieure du bryozoïde. Ces éléments ne perdent leurs prolongements qu'après leur mise en liberté, et, alors seulement, prennent la forme sphérique. Dans les figures 14 (Pl. II), 17 (Pl. III) et 14 (Pl. V), on peut voir à la périphérie des cordons funiculaires, un certain nombre de saillies formées par des cellules du funicule, qui n'ont qu'à se séparer de ces cordons pour ne différer en rien des éléments mésenchymateux libres. Sur la figure 17 (Pl. III), ces éléments font hernie en *a;* on les retrouve libres en *b*, pourvus de deux prolongements qui se rétractent progressivement, et ils passent à la forme *c*, qui est celle des cellules spermatoblastiques initiales.

III. — Fécondation.

Les œufs et les spermatozoïdes parviennent à leur maturité sexuelle à peu près simultanément dans un même bryozoïde. Les ovules rompent la membrane folliculaire qui les entoure et tombent dans le liquide de la cavité générale, où ils flottent au milieu des spermatozoïdes libres occupant cette cavité.

Après avoir examiné au microscope un rameau d'une colonie de *Bugula Sabatieri*, dont les produits sexuels de quelques bryozoïdes sont mûrs, on ne peut songer à une fécondation croisée ; il suffit même de quelques minutes d'observation attentive, pour être le témoin d'autofécondations s'opérant entre ovules et spermatozoïdes d'un même bryozoïde, dans la cavité générale de ce dernier. Sans doute, il n'est pas rare de constater des spermatozoïdes libres dans la cavité générale d'un bryozoïde dont les ovules ne sont pas encore mûrs, et par conséquent, il semble que, dans de semblables conditions, l'autofécondation ne puisse avoir lieu. Il n'en est rien cependant, car la production de spermatozoïdes dure longtemps dans un même bryozoïde, et les ovules parviennent à leur maturité avant que l'émission des spermatozoïdes n'ait pris fin. J'ai pu observer sur

plusieurs échantillons de *Bugula Sabatieri*, la présence de spermatozoïdes libres dans la cavité générale d'un même bryozoïde, pendant plus de huit jours, et les ovules qui n'étaient pas encore mûrs au début de la formation des spermatozoïdes, se trouvaient libres dans la cavité générale et avaient émis leurs globules polaires, bien avant le moment où la mise en liberté des spermatozoïdes prenait fin. De semblables conditions sont bien favorables à l'autofécondation, dans la cavité générale de l'organisme producteur des deux sortes d'éléments sexuels. Le grand nombre de spermatozoïdes produits dans un même blastozoïde ne doit pas être interprété en faveur d'une fécondation croisée, ayant lieu hors de la cavité générale du bryozoïde producteur, mais bien en faveur d'un synchronisme qui ne saurait être absolu pour la maturité des deux sortes d'éléments.

Il ne m'a pas été permis de suivre, avec toute la précision désirable, les phénomènes intimes qui précèdent, accompagnent ou suivent la fécondation. Après que l'ovule est tombé dans la cavité générale, le noyau, qui jusque-là se montre toujours très distinct, disparaît peu à peu, tandis que l'ovule montre une opacité de plus en plus grande. On peut assister alors à l'émission successive de deux globules polaires, qui, par leur saillie périphérique, accusent l'existence d'une membrane vitelline, bien distincte du vitellus à ce niveau. L'ovule est donc, à ce moment, bien apte à subir la fécondation ; et comme il est entouré par un très grand nombre de spermatozoïdes nageant très activement dans le liquide de la cavité générale, on s'expliquerait très difficilement qu'il n'y ait pas auto fécondation, même si l'observation directe du phénomène ne venait le démontrer.

IV. — Développement embryonnaire.

Le développement de l'œuf, sa transformation en une larve ciliée, s'effectuent dans l'espace intervésiculaire de l'ovicelle, ou *cavité d'incubation*. Malgré toutes les recherches auxquelles je me suis livré sur des colonies vivantes, il m'a été impossible de déterminer la voie suivie par l'œuf pour passer de la cavité générale du bryozoïde dans la cavité d'incubation. Je n'ai pas été plus heureux non plus avec les nombreuses préparations histologiques faites dans ce

but sur des échantillons convenablement choisis, possédant des œufs à tous les stades de développement. D'autre part, je ne peux admettre que ce passage s'effectue par le milieu extérieur, c'est-à-dire par rupture de la gaine tentaculaire et pénétration par la fente intervésiculaire externe. Il me paraît bien plus probable que l'œuf, une fois fécondé, et sous l'action des mouvements exécutés par le polypide dans les dévaginations, soit entraîné jusque dans la vésicule inférieure. De là, par rupture des parois de cette dernière en un point de moindre résistance, qui, selon toute probabilité, existe dans la région pédonculaire, l'œuf gagne la cavité d'incubation.

Sans aucun doute, le passage de l'œuf doit s'opérer très rapidement et les réactifs fixateurs doivent avoir pour effet de le hâter, puisque en aucun cas on ne peut le surprendre. Enfin, les conditions auxquelles on soumet les colonies dans les recherches sur le vivant, doivent être défavorables et empêchent le phénomène de se produire.

Je n'insisterai pas sur les premières phases embryonnaires. Elles ont lieu, chez la *Bugula Sabatieri*, suivant des procédés identiques à ceux déjà signalés par **Barrois, Repiachoff** et **Vigelius** dans quelques autres espèces.

L'œuf est *alécithe ;* la *segmentation* est *totale, régulière* et *égale*, jusqu'au stade de trente-deux blastomères. La première segmentation se produit suivant un plan méridien passant par le pôle animal et le pôle végétatif de l'embryon (Pl. IV, fig. 2); la deuxième, s'effectuant suivant un nouveau plan méridien perpendiculaire au premier, donne le stade de quatre blastomères égaux (fig. 3, Pl. IV). Le stade 8 est obtenu par un plan de segmentation équatorial, et deux nouvelles segmentations faites suivant des plans parallèles au premier plan méridien, donnent successivement les stades 16 et 32. Les figures 4, 5 et 6 (Pl. IV) représentent des coupes transversales de l'embryon à ces différentes phases. Au stade 8 (fig. 4), les blastomères, dont le contour est arrondi, délimitent une petite cavité blastocœlienne que l'on retrouve au stade 16 (fig. 5) et au stade 32 (fig. 6, *bl*). A partir du stade 16, l'embryon prend une forme allongée transversalement, ellipsoïdale, à grand axe perpendiculaire au premier plan méridien de segmentation. Au stade 32, il comprend deux moitiés semblables, l'une orale, correspondant au pôle animal, et l'autre aborale, correspondant au pôle végé-

tatif, formées de seize éléments chacune, dont quatre centraux et douze périphériques. Cette similitude dans la constitution des deux parties ne tarde pas à disparaître, et déjà, dans les stades 32 un peu plus avancés, on constate une certaine prédominance acquise par les quatre blastomères centraux de la région orale sur les autres cellules (Pl. IV, fig. 7, *ie*), que suit de près un aplatissement de plus en plus marqué de cette région. Ces quatre cellules centrales, qui sont les *initiales endodermiques*, font saillie dans la cavité de segmentation et divisent leur noyau avant de pénétrer dans cette dernière (Pl. IV, fig. 8, *ie*).

Il ne m'a pas été permis d'observer la phase intermédiaire entre celle représentée par la figure 8 (Pl. IV) et celle indiquée par la figure 9 (Pl. IV). Dans cette dernière, la cavité blastocœlienne renferme quatre éléments ; la dépression orale existe encore ; les blastomères périphériques se sont divisés et les cellules de la région centrale orale montrent une sorte de chevauchement, indiquant une tendance bien évidente de la part de ces cellules à pénétrer dans le blastocœle, sous la poussée qu'elles reçoivent latéralement des éléments qui les entourent.

A un stade ultérieur (fig. 10, Pl. IV), l'embryon reprend la forme ellipsoïdale. Il est constitué par une couche blastodermique externe, l'*ectoderme*, enveloppant une masse cellulaire centrale, l'*endoderme;* la cavité de segmentation a disparu. L'embryon possède tous les caractères d'une *planula*.

Il n'est pas douteux, me semble-t-il, après l'observation du stade que représente la figure 9 (Pl. IV), stade intermédiaire entre la phase *blastula* (Pl. IV, fig. 8) et la phase *planula* (Pl. IV, fig. 10), que les blastomères centraux aient donné, par leur division, les quatre premiers éléments hypoblastiques que l'on trouve dans le blastocœle. De même, la situation des quatre initiales (fig. 9) par rapport aux blastomères voisins, indique d'une manière suffisante la pénétration graduelle de ces initiales dans le blastocœle et leur recouvrement progressif, ultérieur, par les blastomères périphériques qui se multiplient activement. Enfin, dans ces divers stades, on n'observe ni blastopore, ni entéron.

Il faut conclure de ces différents faits que la formation de l'hypoblaste dans le développement embryonnaire de *Bugula Sabatieri*, est le résultat d'un procédé endocytulaire remplacé de très bonne heure par un procédé planulaire indirect.

Lorsque l'embryon est parvenu au stade planula, les éléments ectodermiques et les éléments endodermiques se multiplient rapidement, mais de façon inégale, de telle manière que la cavité de segmentation apparaît de nouveau.

Et d'abord, dès le stade planula dont la figure 10 (Pl. IV) représente une coupe méridienne, on peut constater que les deux régions, orale et aborale, de l'embryon sont séparées par une double rangée équatoriale de cellules, dont les dimensions sont beaucoup plus grandes que celles des autres éléments ectodermiques. Ces cellules ne subissent que des divisions méridiennes ; elles grandissent et forment un épaississement annulaire, dans lequel les cellules de la rangée inférieure (*a*) prennent progressivement une prédominance de plus en plus marquée sur celles de la rangée supérieure (*b*). La rangée cellulaire inférieure (*a*) se revêt d'une cuticule portant bientôt après des cils vibratiles ; elle constitue l'ébauche de la *couronne* (Pl. IV, fig. 11, *co*).

Les cellules ectodermiques de la région orale se multiplient avec moins d'activité que celles de la région aborale, de telle façon que l'embryon acquiert une convexité aborale beaucoup plus grande que dans la région orale ; cette inégalité va s'accentuant et l'embryon prend une forme hémisphérique, à face orale aplatie et à face aborale convexe. La figure 11 (Pl. IV) représente une coupe méridienne de l'embryon à ce stade. Ce n'est que plus tard, que la multiplication des cellules ectodermiques de la région orale devient active. Le disque oral (*ecto*), que limitent les cellules de la couronne (*co*), devient, dès lors, trop étroit, et l'épithélium oral s'accroissant toujours en surface, s'invagine à l'intérieur de la cavité de segmentation où il forme le *sac interne* (Pl. IV, fig. 12, *si*).

Pendant que ces dernières modifications s'opèrent dans l'ectoderme oral, qui a pris tous les caractères d'un épithélium cylindrique, il se produit, dans les cellules ectodermiques de la région aborale (Pl. IV, fig. 12, *ectab*), une différenciation qui a pour résultat la formation de deux régions secondaires bien distinctes : une région centrale à contour circulaire entourant le pôle aboral, et une région périphérique (Pl. IV, fig. 11 et 12, *c*), placée entre cette dernière et la rangée cellulaire supérieure (Pl. IV, fig. 11, *b*) de l'épaississement annulaire, qui n'est pas entrée dans la constitution de la couronne. La région centrale donnera, par ses modifications ultérieures, la *calotte ;* elle est formée de cellules fortement pres-

sées les unes contre les autres, à bord externe continu, mais dont la face interne envoie un prolongement cunéiforme entre les éléments de la masse hypoblastique sous-jacente (Pl. IV, fig. 11). La région périphérique s'invaginera plus tard pour donner le *sillon palléal* ; elle est formée d'éléments plus volumineux, non allongés radiairement comme les cellules de la portion centrale. Sur des coupes longitudinales de l'embryon colorées à l'hématoxyline et à l'éosine, la distinction des deux parties précédentes est des plus aisées. Les cellules de la région centrale qui formeront la calotte, se colorent assez fortement en violet par l'hématoxyline, tandis que celles qui donneront le sillon palléal, prennent surtout la coloration rose de l'éosine ; enfin, celles-ci se montrent pourvues de nombreuses petites granulations vitellines, qui ont à peu près complètement disparu dans les cellules de la région de la calotte.

Par suite de la multiplication inégale des cellules ectodermiques, l'embryon est devenu fortement convexe dans la région aborale, tandis qu'il est devenu aplati dans la région orale (Pl. IV, fig. 11). Mais, lorsque les cellules de celle-ci se sont divisées à leur tour activement, l'embryon a repris une forme sphérique, et sa surface ne pouvant s'accroître au-delà des limites imposées par les cellules de la couronne, d'une part, et les parois de la cavité d'incubation, d'autre part, l'épithélium ectodermique oral s'est invaginé et a donné le *sac interne* (Pl. IV, fig. 12, *si*). De même, la division latérale des cellules ectodermiques de la région aborale est gênée par les mêmes limites ; elle ne cesse pas cependant, mais devient moins active et change de sens : de latérale qu'elle était, elle devient profonde, et il en résulte la formation d'un épaississement cellulaire aboral, nouvelle différenciation de la calotte (Pl. IV, fig. 12, *ectab*).

En même temps que se produit le sac interne et que se forme la calotte, les cellules de la couronne qui ont continué à se diviser suivant des plans méridiens, s'accroissent en longueur ; mais elles s'accroissent inégalement et de telle manière que, l'ectoderme oral s'étant accru plus grandement d'un côté que de l'autre, le centre de la face orale ne correspond plus à l'axe longitudinal de l'embryon. Il est déplacé vers la région occupée par les courtes cellules coronales, région qui va se caractériser de plus en plus comme face antérieure de l'embryon : c'est, en effet, à la périphérie de cette dernière et au voisinage, mais non au contact des plus courtes cellules de la couronne, que s'effectue la différenciation de quelques lée-

ments ectodermiques en cellules glandulaires, accompagnée d'une légère dépression de la surface externe de l'embryon à ce niveau (Pl. IV, fig. 14, *sgi*). Ainsi se forme le *système glandulaire inférieur*, qui caractérisera désormais la face antérieure de l'embryon ; la dépression constituera la *fente ciliée* (*fc*) de la larve. Un deuxième *système glandulaire* (Pl. IV, fig. 13, *sgs*), celui-ci *supérieur* et en contact direct avec les courtes cellules de la couronne, se différencie bientôt après dans cette même région antérieure, en même temps qu'une nouvelle dépression de la surface ectodermique apparaît à sa périphérie, constituant la *fossette supérieure* (*fs*). Le système glandulaire supérieur, en contiguïté supérieurement avec les cellules courtes de la couronne, est séparé du système glandulaire inférieur par un certain nombre de cellules ectodermiques de la face orale, qui, placées entre la fente ciliée et la fossette antérieure, forment une saillie conique sur laquelle se développent, un peu plus tard, des cils vibratiles, et que j'appellerai *papille du plumet vibratile* (Pl. IV, fig. 13, *pplv*).

Une fois l'embryon parvenu à ce stade de développement, les principaux organes sont ébauchés et les différenciations n'ont plus qu'à s'accentuer pour que la larve acquière la structure qu'elle présente au moment de sa mise en liberté.

Les cellules de la couronne continuent à se diviser suivant des plans méridiens, en même temps qu'elles s'accroissent en hauteur. L'embryon prend la forme d'un barillet, dont la couronne occupe les parois latérales, la calotte et le reste de l'ectoderme aboral qui lui est périphérique, la face supérieure, et l'ectoderme oral, la face inférieure. Par suite même de l'accroissement en hauteur des cellules de la couronne, la zone ectodermique aborale (Pl. IV, fig. 13, *c*) qui entoure la calotte, s'invagine et produit un sillon circulaire, le *sillon palléal*. Les vésicules ovicelliennes empêchent, en effet, que l'accroissement en hauteur des cellules de la couronne se fasse au delà des limites de tension de leurs parois, et nécessitent ainsi la formation du sillon palléal. Il en est de même pour le sac interne, qui, s'accroissant sans cesse et se trouvant gêné dans son développement par les éléments endodermiques, s'invagine dans sa cavité propre.

La calotte, par la multiplication des cellules ectodermiques vers l'intérieur de la cavité de l'embryon s'épaissit fortement. Les cellules qui la constituent se différencient les unes des autres, et on ne tarde

pas à y distinguer une partie centrale qui, dans les préparations colorées, tranche nettement sur la partie périphérique : c'est la différenciation de l'*organe nerveux central* (Pl. IV, fig. 13, *onc*). Les cellules entrant dans sa constitution émettent un prolongement profond qui s'effile, et s'étend de plus en plus jusqu'à atteindre la région glandulaire. Ces prolongements forment un faisceau fibrillaire reliant l'organe nerveux central à l'ectoderme oral antérieur.

Il n'a été question jusqu'ici que de l'évolution des éléments ectodermiques, et il nous reste à indiquer quels sont les changements survenus dans les éléments endodermiques.

J'ai déjà indiqué la présence dans la cavité blastocœlienne, des quatre initiales endodermiques et des quatre cellules-filles qu'elles avaient produites, avant leur pénétration. Le pseudoblastopore se ferme par simple rapprochement des cellules ectodermiques périphériques. L'hypoblaste comprend donc, tout d'abord, huit cellules qui se divisent dans la cavité de segmentation qu'elles occupent bientôt complètement. Mais les éléments ectodermiques se multipliant beaucoup plus activement que les éléments endodermiques, cette cavité réapparaît, représentée par les espaces vides que laissent les éléments endodermiques entre eux, ou avec le feuillet ectodermique. Avec l'invagination du sac interne, la cavité de segmentation se réduit de nouveau, mais sans disparaître, et persiste dans cet état jusqu'au moment de la mise en liberté de la larve.

Pendant que s'opèrent les nombreuses différenciations dont l'ectoderme est le siège, les éléments endodermiques, en dehors des divisions qu'ils subissent et du développement progressif de grosses granulations vitellines dans leur contenu, présentent peu de modifications. Cependant, dès que l'organe nerveux central s'est différencié, les cellules hypoblastiques situées immédiatement au-dessous de l'épaississement de la calotte, perdent graduellement leurs granulations vitellines et se divisent plus activement que dans le reste de la cavité embryonnaire ; elles forment un second épaississement discoïde, dont le centre évidé livre passage au faisceau fibrillaire s'échappant de l'organe nerveux central : l'*épaississement mésodermique*.

L'embryon, ayant acquis sa structure définitive, quitte la cavité d'incubation et gagne le milieu extérieur, où, sous la forme larvaire, s'écoule son existence libre.

V. — Mise en liberté de la larve

Lorsque l'embryon a atteint son développement complet, la vésicule ovicellienne inférieure fait fortement saillie à l'extérieur, et se trouve presque totalement en dehors de la vésicule supérieure. Elle adhère encore cependant au bord libre de cette dernière, et ce n'est que par la contraction des muscles rétracteurs de sa paroi frontale que s'établit, entre elle et la vésicule supérieure, l'orifice à travers lequel passe la larve pour gagner le milieu extérieur. La larve s'engage dans cet orifice, se déforme, s'allonge, et, par les contractions qui lui sont propres, parvient à vaincre la résistance offerte par les parois vésiculariennes formant l'orifice, et quitte ainsi la cavité d'incubation.

Dans quelques cas assez rares, l'éclosion n'est pas complète. La larve engagée dans l'orifice intervésiculaire frontal, en partie dans le milieu extérieur et en partie dans la cavité d'incubation, reste enserrée par les parois de l'orifice, continue à vivre dans cette situation, et se transforme finalement en oozoïde, sans avoir pu acquérir sa liberté.

VI. — Morphologie externe de la larve.

Par sa forme extérieure, la larve de *Bugula Sabatieri* se rapproche beaucoup de la larve de *B. flabellata*, dont **Nistche** (70) et **Barrois** (77) ont successivement donné la description. Elle ne s'en distingue que par le nombre de taches pigmentaires.

La larve de *B. Sabatieri* (Pl. XI, fig. 1-3) est à peu près sphérique, légèrement aplatie aux deux pôles (pôle oral et pôle aboral de l'embryon), et plus renflée vers le pôle oral que vers le pôle aboral. Sa coloration jaunâtre est plus accentuée au voisinage de la calotte (*cal*) que dans la région du sac interne (*si*).

La surface latérale de la larve, constituée en très grande partie par la couronne (*co*), porte de nombreux cils vibratiles, également répartis et de dimensions uniformes, à l'exception toutefois de ceux de la région antérieure, à laquelle correspondent la fente ciliée (*fc*)

et le plumet vibratile (*plv*). La fossette supérieure, autour de laquelle on distingue par transparence le système glandulaire supérieur (*sgs*), est privée de cils. La papille du plumet vibratile est, au contraire, pourvue de quatre à six longs flagellums (*plv*), plus ou moins groupés à leur base. Enfin, les lèvres de la fente ciliée (*fc*), portent aussi des cils vibratiles, mais de dimensions plus grandes que ceux de la couronne.

On constate encore à la surface de la couronne huit taches pigmentaires rouge-vermillon (Pl. XI, fig. 1-3, *ta*), de forme ovoïde. Ces taches, symétriques deux à deux par rapport au plan sagittal médian et antéro-postérieur, sont les unes antérieures, les autres latérales, et d'autres latéro-postérieures. Les taches antérieures, au nombre de quatre, placées dans le voisinage de la fossette supérieure, sont les unes supérieures et les autres inférieures, les premières étant beaucoup plus petites que les secondes. Les taches latérales, au nombre de deux, plus grandes que les précédentes, sont situées sur une circonférence de longitude passant à égale distance des deux paires antérieures, et aux points où elle rencontre le plan méridien perpendiculaire au plan de symétrie. Quant aux deux taches latéro-postérieures, de beaucoup les plus grandes, elles sont rapprochées du bord coronal inférieur. Chacune de ces taches pigmentaires porte un pinceau de cils accolés les uns aux autres, formant une petite palette réfringente (*ba*), dont les mouvements, intermittents, s'opèrent beaucoup plus lentement que ceux des cils vibratiles de la couronne.

Supérieurement et inférieurement, la couronne est limitée par un cercle de petits organes sphériques portés par un pédicule (Pl. XI, fig. 1-3, *b*, *b'*), formant une sorte de collerette entourant la calotte, en haut, et séparant la couronne de l'ectoderme oral, en bas. La collerette inférieure (*b'*) ne constitue pas un cercle complet comme la collerette supérieure (*b*) ; elle est interrompue dans la région antérieure de la larve et comprend la fente ciliée dans son ouverture.

La calotte (Pl. XI, fig. 1-3, *cal*) occupe la région aplatie aborale. Elle a la forme d'un cylindre très court, dont la base supérieure, déprimée centralement, est garnie à la périphérie de cils rigides, assez longs. Sa surface est pourvue de dépressions assez marquées, s'irradiant autour du centre et lui donnant l'aspect d'une rosace. La calotte, rétractile dans la cavité du sillon palléal, fait toujours plus ou moins saillie au-dessus de la couronne.

La face orale présente une légère dépression, paraissant faire suite à la fente ciliée, à l'extrémité postérieure de laquelle correspond l'orifice d'invagination du sac interne. Par transparence, on constate, autour de ce sillon, l'existence d'un organe irradié que **Nitsche** (70) a signalé dans la larve de *Bugula flabellata*, sous la dénomination de « *rosettenförmige Zeichnung* », et que **Barrois** semble avoir confondu avec le collier incomplet des sphérules pédiculées. Le « *rosettenförmige Zeichnung* » de **Nitsche** n'est autre chose, ainsi que je l'établirai plus loin, que la portion inférieure ou périphérique du sac interne.

VII. — Morphologie interne de la larve. Structure histologique

Les organes entrant dans la constitution de la larve sont déjà connus par l'étude qui vient d'être faite de leur développement. Il ne reste plus maintenant qu'à en faire connaître la structure histologique.

§ Ier. — Couronne

La couronne qui occupe la plus grande partie de la surface de la larve, se présente dans les coupes transversales (Pl. IV, fig. 21 et 22, *co*) ou longitudinales (Pl. IV, fig. 15, *co*), sous l'aspect d'une zone périphérique, riche en granulations vitellines, limitée extérieurement par la cuticule, et intérieurement par un réseau fibrillaire auquel je donnerai le nom de *plexus nerveux sous-ectodermique* (*pfse*). Sur les coupes transversales, on ne distingue plus les limites des cellules coronales embryonnaires; les membranes cellulaires latérales ont disparu et on ne trouve plus trace des noyaux : c'est là, la première manifestation de la *dégénérescence* que subissent les principaux organes de la larve, au moment de sa transformation en oozoïde.

Cette zone coronale, dans les préparations colorées avec l'hématoxyline et l'éosine, offre une teinte rose due à la présence des granulations vitellines, dont l'électivité pour l'éosine est très grande. Ces granulations sont uniformément réparties dans toute l'étendue de la couronne, mais les plus grandes occupent plus spécialement

la périphérie, et la coloration rose est d'autant moins intense qu'on s'éloigne davantage de la cuticule.

La cuticule coronale est d'une épaisseur à peu près uniforme dans les différents points considérés, sauf cependant au niveau des taches oculaires. Elle porte des cils vibratiles régulièrement distribués à sa surface, paraissant être des productions cuticulaires plutôt que des productions protoplasmiques, car ils ne traversent pas la cuticule et n'atteignent pas le protoplasme.

Par sa face profonde, la couronne est mal limitée, et par suite de l'absence d'une membrane limitante, les granulations vitellines pénètrent en partie dans les mailles du plexus nerveux sous-jacent.

§ 2. — Collerettes vésiculeuses

J'ai signalé, à propos de la morphologie externe de la larve, l'existence, en haut et en bas de la couronne, d'une rangée circulaire de petites vésicules pédiculées ; ce sont les *collerettes vésiculeuses*. La collerette supérieure, formant un cercle complet, sépare la couronne du manteau ; la collerette inférieure, incomplète au niveau de la fente ciliée, sépare la couronne de l'ectoderme oral.

Sur les coupes longitudinales et sur les coupes transversales convenablement choisies, on constate qu'à la place occupée sur le vivant par les vésicules, existent des cellules à protoplasma fortement vacuolaire dont le noyau est rejeté contre les parois cellulaires et, dans la plupart des cas, masqué par la présence de granulations vitellines. Ces cellules, disposées en une rangée circulaire (Pl. V, fig. 15 et 16, *b*, *b'*), représentent évidemment les vésicules pédiculées et constituent les collerettes vésiculeuses, supérieure et inférieure. Les membranes cellulaires, très minces, permettent les mouvements d'extension et de rétraction des vésicules que l'on remarque sur le vivant.

§ 3. — Organe piriforme

Sous cette dénomination, à l'exemple de **Barrois,** je comprendrai l'*organe glandulaire*, la *fente ciliée* et la *papille du plumet vibratile*.

L'organe glandulaire, ainsi que je l'ai établi à propos du dévelop-

pement, est un organe pair dans lequel il faut distinguer un *système supérieur* et un *système inférieur*. Le *système glandulaire supérieur* correspond à la *fossette supérieure*, tandis que le *système glandulaire inférieur* aboutit au cul-de-sac de la *fente ciliée*.

Autant qu'on peut en juger sur les coupes longitudinales (Pl. IV, fig. 15) et sur les coupes transversales (Pl. IV, fig. 17 et 18), le système glandulaire supérieur *(sgs)* a la forme d'un secteur dont le sommet tronqué forme la fossette supérieure *(fs)*. Il est composé d'un certain nombre de glandes unicellulaires intimement unies les unes aux autres, à noyau profond et à protoplasme très dense, se colorant très fortement en violet par l'hématoxyline et en rose vif par le carmin borate. La fossette supérieure *(fs)*, dans laquelle ce système débouche, constitue une légère dépression comprise entre la couronne et la papille du plumet vibratile.

Le *système glandulaire inférieur* (Pl. IV, fig. 15, *sgi*), dont la constitution histologique ne diffère en rien de celle du système supérieur, n'a pas une forme aussi régulière et aussi simple que ce dernier. Il comprend trois lobes, dont l'un est médian et supérieur, et les deux autres latéraux et inférieurs ; mais ces trois lobes, distincts dans leur portion profonde, se réunissent au niveau de la fente ciliée, où ils ne forment qu'un seul corps.

La *papille du plumet vibratile*, ainsi que j'ai désigné le groupe de cellules rayonnantes portant le *plumet vibratile* de **Barrois**, occupe tout l'espace situé entre la fossette supérieure et la fente ciliée. Dans les coupes longitudinales (Pl. IV, fig. 15, *pplv*), elle est de forme conique, tandis que sur les coupes transversales (Pl. IV, fig. 19 et 20, *pplv*), elle présente une dépression médiane continuant la fossette supérieure, se prolongeant elle-même jusqu'à la fente ciliée. Elle est formée par un épithélium cylindrique dont les éléments, très étroits, se terminent profondément par une extrémité effilée, allant se confondre avec les fibres du plexus nerveux sous-jacent. Les cellules qui le constituent offrent une faible coloration violette ; leur contenu est finement granuleux, et la plupart, en voie de dégénérescence, sont dépourvues de noyau.

La papille est revêtue d'une cuticule, très mince dans la région du cul-de-sac de la fente ciliée, un peu moins mince au voisinage de la fossette supérieure. Cette cuticule, sur toutes les préparations fixées avec la liqueur de Roule, porte des cils nombreux qui, très

longs et accolés les uns aux autres, constituent sur le vivant quatre ou cinq fouets vibratiles.

La *fente ciliée* (Pl. IV, fig. 15, 21 et 22, *fc*) doit être comparée à une gouttière, terminée supérieurement en cæcum, dans laquelle il y a lieu de distinguer une paroi profonde et des parois latérales. La paroi profonde est formée par une substance granuleuse revêtue d'une fine cuticule portant quelques cils courts. Çà et là, au sein de cette substance, on aperçoit quelques traînées de granulations plus colorées que celles qui constituent la substance fondamentale, et que l'on doit considérer comme les derniers restes des membranes cellulaires de l'épithélium dégénérescent. Les parois latérales offrent la même structure que la papille du plumet vibratile, et les cellules allongées et effilées dont elles sont constituées passent insensiblement à la structure de la paroi profonde, accusant une dégénérescence de plus en plus marquée. Elles sont limitées extérieurement par une cuticule ciliée, et intérieurement, se confondent par leurs prolongements avec les fibres du plexus fibro-nerveux.

§ 4. — Ectoderme oral

La partie de l'ectoderme oral embryonnaire qui n'est pas entrée dans la constitution de l'organe piriforme et du sac interne, subit dans les derniers stades du développement des transformations telles, que, dans la larve libre, il devient impossible d'y reconnaître une structure cellulaire (Pl. IV, fig. 15, *ecto*). Quelques rares noyaux épars, peu distincts, au sein d'une couche peu épaisse de protoplasme granuleux, sont les seuls éléments figurés rappelant la structure primitive de l'ectoderme oral. Une mince cuticule limite cette zone extérieurement, tandis que vers l'intérieur les granulations se répandent entre les divers éléments libres de la cavité générale.

§ 5. — Sac interne

Par la comparaison des coupes longitudinales et des coupes transversales de la larve, on parvient à établir la forme du *sac interne*. Il consiste en une grande vésicule à parois épaissies, soudée par ses bords à l'ectoderme oral, et dont le cul-de-sac est invaginé dans la cavité même de la vésicule, de manière à se rapprocher de

l'orifice primitif (Pl. IV, fig 15 et 21, *si*). Sa cavité, ainsi réduite, est fermée au niveau de l'ectoderme oral par une masse granuleuse (Pl. IV, fig. 15, *d*) à contours découpés, figurant sur une coupe transversale passant par ce niveau (Pl. IV, fig. 22, *d*), une sorte de rosace, qui correspond, sans aucun doute, au « *rosettenförmige Zeichtung* » de **Nitsche** dans *Bugula flabellata*. Cette masse granuleuse est le résultat de la dégénérescence de la portion inférieure du sac interne, dégénérescence qui se manifeste de très bonne heure (Pl. IV, fig. 13, *d*) ; elle forme un tampon oblitérant l'ouverture du sac interne dans la larve libre.

Les parois du sac interne, se colorant fortement en violet par l'hématoxyline, ou en rose par le carmin boraté, montrent à leur tour des symptômes d'une dégénérescence assez avancée : les noyaux ont disparu, les membranes cellulaires sont quelque peu ratatinées sur les faces latérales et font totalement défaut du côté de la lumière du sac interne.

§ 6. — Manteau

Le *manteau* (Pl. IV, fig. 15, *c*), ou partie de l'ectoderme aboral formant le *sillon palléal* et séparant la collerette vésiculeuse supérieure de la calotte, se présente dans les coupes longitudinales sous forme d'un double massif cellulaire faiblement coloré par l'hématoxyline, davantage par l'éosine, d'une coloration rose légèrement violacée par conséquent.

Lorsqu'on compare la situation du manteau dans la larve libre à celle qu'il possède dans l'embryon, on est obligé de reconnaître que non seulement il y a eu invagination (Pl. IV, fig. 13, *c*), mais encore glissement vers l'intérieur de la larve, de quelques-uns des éléments qui constituaient l'épithélium palléal embryonnaire, et multiplication de ces éléments.

§ 7. — Calotte

La *calotte* complète le revêtement de la larve et en occupe le pôle aboral (Pl. IV, fig. 15, *cal*). Elle est formée d'un double épaississement cellulaire, l'un extérieur, l'*épaississement ectodermique* (*epe*), l'autre intérieur, l'*épaississement mésodermique* (*epm*). L'un et l'autre, de forme circulaire, entourent à la façon d'un manchon l'*organe*

nerveux central (*onc*) et les *faisceaux fibro-nerveux* qui en partent (*fnm*).

L'épaississement ectodermique (Pl. IV, fig. 15, *epe*), que limite extérieurement une cuticule ciliée, est constitué par un groupement de cellules fusiformes disposées généralement sur deux plans, les prolongements inférieurs des cellules du plan supérieur se terminant dans les espaces libres que laissent entre eux les prolongements supérieurs des cellules du plan inférieur. Les prolongements supérieurs des cellules périphériques aboutissent, seuls, à la cuticule contre laquelle ils s'élargissent légèrement. Ces cellules périphériques sont disposées en séries radiaires non contiguës, présentant entre elles des intervalles occupés par les terminaisons supérieures des éléments constitutifs de l'organe nerveux central. Ceux-ci se colorent toujours faiblement par l'hématoxyline et l'éosine, tandis que l'épaississement ectodermique se colore assez vivement par l'hématoxyline, et il résulte de cette différence de coloration que les coupes transversales passant au niveau de l'épaississement ectodermique figurent une rosace, à bandes alternativement claires et plus colorées (Pl. IV, fig. 16). Les prolongements inférieurs des cellules profondes de l'épaississement ectodermique aboutissent par une extrémité effilée à l'épaississement mésodermique, avec lequel il se trouve ainsi relié.

Quant à l'*épaississement mésodermique* (Pl. IV, fig. 15, *epm*), il offre à peu près la même structure que le précédent, et comme lui, se colore fortement par l'hématoxyline. Les cellules les plus voisines de l'épaississement ectodermique se prolongent par une extrémité effilée jusqu'à ce dernier : les cellules les plus profondes ont au contraire un contour polygonal.

§ 8. — Système neuro-musculaire

Sous cette dénomination, j'ai désigné, dans une de mes Communications préliminaires (98), l'ensemble assez complexe de l'*organe nerveux central*, des *faisceaux fibrillaires* qui en partent et du *plexus sous-ectodermique* dans lequel viennent se confondre les extrémités périphériques de ces derniers.

Dans l'étude du développement embryonnaire, j'ai signalé l'apparition de l'organe nerveux central au sein de l'épaississement ectodermique qui donne la calotte, et j'ai indiqué la formation des deux

tractus fibrillaires se rendant de l'organe nerveux central à la région de l'organe piriforme. Ces dispositions embryonnaires se retrouvent dans la larve libre, où elles présentent cependant une différenciation beaucoup plus accentuée, permettant de considérer ces diverses parties comme constituant un même système, le *système neuro-musculaire*.

De l'organe nerveux central (Pl. IV, fig. 15, *onc*) qui occupe le centre du double épaississement de la calotte, s'échappent deux faisceaux fibrillaires (*fnm*) à direction antéro-inférieure. Par leur écartement, ces deux faisceaux deviennent latéraux, l'un droit, l'autre gauche ; ils passent de chaque côté du système glandulaire supérieur, et, se rapprochant de nouveau après avoir traversé l'intervalle existant entre les deux lobes latéraux et le lobe médian du système glandulaire inférieur, mais sans se rejoindre, atteignent la région de la fente ciliée. Sur leur parcours, les deux faisceaux latéraux fournissent chacun un tractus de même nature, qui se porte à la face profonde de l'épithélium constituant la papille du plumet vibratile. Ces faisceaux latéraux et les tractus fibrillaires relient donc l'organe nerveux central à l'organe piriforme. Au niveau de ce dernier, les fibrilles perdent leur disposition fasciculée ; elles se séparent les unes des autres, s'infléchissent et se ramifient de manière à former un feutrage très dense qui s'étend sur toute la face interne de la couronne et constitue le *plexus sous-ectodermique*. Enfin, il faut encore mentionner l'existence de deux groupes de trois ou quatre fibrilles se rendant de la fente ciliée à la paroi cæcale invaginée du sac interne. Telle est la distribution topographique des différentes parties du système neuro-musculaire dont il reste à décrire la structure histologique et les relations.

Par la faible coloration que prend l'organe nerveux central, il est toujours aisé de le distinguer des deux épaississements qui l'entourent. Sur les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine, les éléments qui le composent prennent une très légère teinte violette, tandis que les deux épaississements se colorent, au contraire, fortement en violet par l'hématoxyline. Ce résultat est d'ailleurs le même quels que soient les réactifs employés, et ce faible pouvoir électif de l'organe nerveux central pour les meilleurs colorants, soit plasmatiques, soit nucléaires, doit être interprété en faveur de la nature nerveuse des éléments qui le constituent. La structure de cet organe devient, par suite, d'une lecture difficile sur les

coupes. Cependant, si l'on a recours aux coupes longitudinales minces (3 μ 3), surcolorées, on peut reconnaître dans l'organe nerveux central un groupement de grandes cellules fusiformes, renflées dans leur portion moyenne, à membrane très délicate, à contenu finement granuleux et à gros noyau, quelque peu allongé, dont la chromatine montre peu d'électivité pour les meilleurs colorants nucléaires. Ces cellules se prolongent supérieurement jusqu'au niveau de la cuticule et comblent les intervalles existant entre les séries radiaires du plan supérieur de l'épaississement ectodermique de la calotte. L'extrémité inférieure de ces mêmes cellules s'effile et se continue en une fibrille. La réunion de ces prolongements profonds constitue un premier tronc fibrillaire qui ne tarde pas à se dédoubler, pour donner deux faisceaux secondaires à direction antéro-inférieure, atteignant la région de l'organe piriforme (Pl. IV, fig. 15).

Ces fibrilles, comme les cellules dont elles sont issues, se colorent très faiblement par l'hématoxyline ; quelques-unes d'entre elles, cependant, plus épaisses, se colorent assez vivement en rose par l'éosine. Celles-ci, de nature musculaire, se distinguent très nettement des fibrilles pâles, de nature nerveuse, qui sont beaucoup plus nombreuses et beaucoup plus délicates, et avec lesquelles elles sont associées.

Sur le parcours des faisceaux fibrillaires, on distingue encore quelques cellules fusiformes, très allongées, offrant tous les caractères des cellules de l'organe nerveux central, mais avec des dimensions plus réduites. Leurs extrémités effilées se confondent avec les fibrilles voisines, au sein desquelles il est impossible d'en suivre le trajet et les relations.

A la hauteur de l'organe piriforme, chacun des deux faisceaux fibrillaires latéraux fournit un tractus de même nature, se rendant à la face profonde de l'épithélium supportant le plumet vibratile (Pl. IV, fig. 15). Ils aboutissent ensuite dans la région de la fente ciliée, en passant entre les lobes latéraux et le lobe médian du système glandulaire inférieur. Une fois parvenus à ces différents organes, faisceaux latéraux et tractus papillaires se décomposent en leurs différentes fibrilles nerveuses, qui, devenant distinctes entre elles, s'infléchissent et s'entrecroisent dans tous les sens, de manière à former un réseau fibreux très dense (Pl. IV, fig. 20 et 21, *pfse*). Les deux systèmes glandulaires se trouvent enfermés dans ce feutrage

fibrillaire, qui s'étend ensuite sur toute la face interne de la couronne et forme le plexus nerveux sous-ectodermique (Pl. IV, fig. 15, 20 et 21, *pfse*).

Les fibres musculaires entrant dans la composition des deux faisceaux fibrillaires latéraux, et celles qui constituent, seules, les deux tractus reliant la fente ciliée au sac interne ne se retrouvent pas dans le plexus sous-ectodermique coronal. Ce sont des fibres lisses ne présentant aucune trace de striation. Les premières, se rendant de l'organe nerveux central à l'organe piriforme, se terminent inférieurement par une extrémité simple, non ramifiée, qui traverse la portion granuleuse de la paroi profonde de la fente ciliée et s'insère sur la cuticule qui revêt extérieurement cette dernière.

Le mode de terminaison de l'extrémité supérieure est beaucoup plus difficile à découvrir. Dans l'embryon, on voit ces fibres musculaires, déjà colorées assez vivement en rose par l'éosine, se continuer avec les cellules de l'épaississement qui forme l'ébauche de la calotte, tout autour du massif cellulaire de l'organe nerveux central, lequel a déjà subi un commencement de différenciation. Mais, dans la larve libre, la fibre musculaire, considérée au voisinage de l'organe nerveux central, perd de plus en plus sa coloration rose en se rapprochant de ce dernier, et se confond avec les fibrilles nerveuses environnantes.

Il ne me paraît pas douteux, après de telles constatations, que ces fibres musculaires doivent être considérées comme étant les prolongements profonds des cellules entrant dans la constitution de l'organe nerveux central, cellules qui seraient donc de vrais *éléments neuro-musculaires*, puisqu'elles ne diffèrent en rien des cellules voisines, auxquelles il faut attribuer une nature nerveuse, et qui, elles, se continuent par une fibrille nerveuse.

Quant aux deux groupes fibrillaires allant de l'organe piriforme au sac interne, et que l'on ne découvre que sur quelques coupes seulement, les fibres qui les composent se colorent toutes en rose par l'éosine, et, comme celles des faisceaux latéraux, ne présentent aucune trace de striation. Elles s'insèrent, d'une part, sur la cuticule de la paroi profonde de la fente ciliée, immédiatement au-dessous de l'organe glandulaire inférieur, et, d'autre part, à la face externe de l'épithélium du sac interne.

Les cellules fusiformes signalées sur le trajet des faisceaux fibrillaires latéraux se rencontrent aussi dans les mailles du plexus,

UNIVERSIT

et avec les mêmes caractères histologiques. Irrégulièrement distribuées, elles sont cependant beaucoup plus nombreuses dans la région de l'organe piriforme que dans la portion sous-coronale. Ces cellules sont pourvues de prolongements fibrillaires, entrant dans la constitution du plexus, où il ne m'a pas été permis de les suivre et de les distinguer des fibrilles provenant des faisceaux latéraux.

Nous avons vu, à propos de la structure histologique des différentes parties de l'organe piriforme, que les cellules épithéliales du plumet vibratile et des parois latérales de la fente ciliée se continuaient profondément en une extrémité effilée aboutissant au plexus sous-jacent. On ne saurait nier que ces cellules épithéliales sont en relation avec les fibrilles du plexus, mais il m'a été impossible d'en découvrir les connexions.

Il existe encore, au niveau des *taches oculaires* dont nous avons constaté la présence à la surface de la larve, des relations très obscures entre le plexus et la cuticule ciliée qui recouvre la tache oculaire. Sur les coupes passant par ces taches (Pl. IV, fig. 23, *ta*), on ne peut établir de distinction entre la structure de la partie sous-cuticulaire de la tache et celle du plexus ; celui-ci semble se prolonger jusqu'au niveau de la cuticule, dépourvu toutefois de tout élément cellulaire et présentant seulement un feutrage plus serré que dans ses autres parties.

En résumé, le système neuro-musculaire ne comprend que trois sortes d'éléments, histologiquement différenciés les uns des autres :

1° Des cellules fusiformes à noyau assez volumineux et à protoplasma finement granuleux, prenant une très légère teinte violette, dans les préparations traitées à l'hématoxyline et à l'éosine ;

2° Des fibres très délicates, grêles, se colorant très faiblement dans ces mêmes teintures ;

3° Des fibres beaucoup plus épaisses que les précédentes, se colorant uniformément en rose vif par l'éosine et le carmin boraté, et sur le trajet desquelles on n'observe pas de noyau.

J'ai déjà attribué une nature nerveuse aux deux premières sortes d'éléments, tandis que j'ai accordé une nature musculaire à la dernière. J'ai considéré les premières comme étant des *cellules nerveuses*, les deuxièmes, des *fibres nerveuses*, et les dernières comme étant des *fibres musculaires lisses*. Cette opinion est-elle bien justi-

fiée, et le groupement de ces éléments doit-il être considéré comme formant un système nerveux et musculaire ?

Et d'abord, cellules fusiformes et fibres grêles sont-elles des éléments nerveux ?

Dans l'embryon, nous avons vu le massif cellulaire central de la calotte se différencier progressivement du reste de l'épaississement ectodermique. Ce massif est donc bien d'origine ectodermique. Les éléments qui constituent l'organe central se sont graduellement allongés et sont devenus nettement fusiformes; ils se sont éloignés plus ou moins de la cuticule qui les recouvre extérieurement, et de très bonne heure, tout en conservant leurs relations avec elle par leur extrémité supérieure, c'est-à-dire leur prolongement périphérique, lequel est d'autant plus long que la cellule à laquelle il appartient s'est éloignée davantage de la cuticule. Quant au prolongement profond de ces mêmes éléments, il s'effile, s'accroît de plus en plus en longueur, ainsi qu'on l'observe dans les phases embryonnaires successives, et finit par atteindre la région antérieure de la larve. Là, ces prolongements fibrillaires, ces fibres, subissent, sans doute, une dichotomisation plusieurs fois répétée ; car, sans ce phénomène, il deviendrait bien difficile d'expliquer la richesse du plexus sous-ectodermique auquel elles donnent naissance. Ce sont les extrémités de ces ramifications qui, dans le voisinage des épithéliums ciliés de la région de l'organe piriforme et de la couronne, contractent, selon toute probabilité, des relations de continuité avec les extrémités profondes et effilées des éléments épithéliaux. Une telle origine, un semblable mode de différenciation progressive et de telles connexions sont, à mon avis, des preuves suffisantes de la nature nerveuse de ces éléments, auxquelles vient s'ajouter, d'ailleurs, le peu d'électivité qu'ils manifestent d'une manière constante vis-à-vis des réactifs colorants.

Les cellules fusiformes des faisceaux fibrillaires et du plexus, qui ne diffèrent en rien des précédentes, tirent aussi leur origine du massif cellulaire central de la calotte. Dans l'évolution embryonnaire, on constate, tout d'abord, leur présence au voisinage de l'organe central, et ce n'est que dans des phases ultérieures qu'on les rencontre sur le trajet des faisceaux et, plus tard encore, dans les mailles du plexus. On peut voir ces cellules à deux prolongements cheminer à travers les stades du développement embryonnaire, si je puis m'exprimer ainsi, le long des tractus fibrillaires, depuis

l'organe central auquel elles restent unies par leur prolongement périphérique, jusque dans les différents points du plexus, où leur prolongement profond va se ramifier et se mettre en relation avec les éléments épithéliaux voisins.

Toutes ces cellules, d'origine ectodermique, me paraissent devoir être considérées comme des *cellules neuro-épithéliales*, en relation, d'une part, avec la cuticule ciliée de la calotte, par leur prolongement périphérique, d'autre part, avec l'épithélium cilié de la papille du plumet vibratile, des parois de la fente ciliée et de la couronne, par leur prolongement profond.

Parmi ces cellules neuro-épithéliales, les unes, ayant presque conservé leur situation primitive, forment un *massif ganglionnaire : l'organe nerveux central ;* les autres s'étant éloignées du lieu d'origine constituent un *plexus ganglionnaire :* le *plexus sous-ectodermique,* relié à l'organe nerveux central par deux connectifs, les *faisceaux fibrillaires latéraux.* Toutes les impressions venant du milieu extérieur sont transmises à ces centres ganglionnaires, soit directement, pour les impressions perçues par les cils de la calotte, soit indirectement et par l'intermédiaire des cellules épithéliales, pour les impressions perçues par les cils du plumet vibratile, de la fente ciliée et de la couronne.

Quant aux éléments fibrillaires que j'ai considérés comme étant des fibres musculaires lisses, leur nature musculeuse me paraît indiscutable, si, après avoir saisi leurs relations avec les organes sur lesquels ils s'insèrent, on analyse les divers mouvements exécutés par la larve pendant sa vie libre. La rétraction de la calotte et celle de toute la face antérieure de la larve sont des mouvements d'une simultanéité parfaite, impliquant l'existence d'un muscle rétracteur commun, condition réalisée, en effet, par les fibres épaisses des faisceaux latéraux. Enfin, il est aisé de comprendre que, lors de la contraction des fibres précédentes, la capacité de la cavité larvaire se trouvant diminuée par la pénétration de la calotte au sein de cette cavité et par le retrait de la face antérieure, le sac interne se trouverait poussé vers l'intérieur, si les quelques fibres qui le relient à l'organe piriforme ne venaient en atténuer les effets. Ces fibres étant contractiles, on ne peut leur refuser la nature musculaire.

Le système que je viens de décrire, comprenant des éléments nerveux et des éléments musculaires, étroitement associés, mérite donc bien le nom de *système neuro musculaire*, sous lequel je l'ai désigné.

§ 9. — Eléments libres de la cavité générale de la larve.

A l'exception de l'épaississement mésodermique, du système neuro-musculaire et du sac interne, le contenu de la cavité générale de la larve ne comprend que des éléments libres.

Un examen, d'abord superficiel, des coupes longitudinales ou transversales de la larve permet de remarquer qu'il existe une très grande homogénéité dans la morphologie de ces éléments. Ils se comportent également vis-à-vis des teintures et prennent une coloration rose, dans les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine. Pressés les uns contre les autres dans la région centrale, ils possèdent un contour polyédrique, tandis que vers la périphérie, ils sont libres entre eux et ont un contour arrondi (Pl. IV, fig. 15, 21-23, *end*). Une observation plus attentive montre qu'il existe quelques différences dans la manière d'être de ces éléments que l'on peut ramener à trois formes principales :

1° Des cellules renfermant de nombreuses granulations vitellines, groupées sous l'influence des réactifs en un grumeau central entouré d'une zone de protoplasma à peu près hyalin (Pl. IV, fig. 24, e_1, e_2). Dans ces cellules, qui ne diffèrent absolument pas des éléments endodermiques des premiers stades embryonnaires, on n'observe pas de noyau ; il est masqué par les granulations vitellines. Elles occupent la région centrale et sont de beaucoup les plus nombreuses.

2° Des cellules généralement plus petites que les précédentes, occupant la périphérie de la cavité larvaire, à contenu homogène ou finement granuleux (Pl. IV, fig. 24, e_1), peu riches en granulations vitellines et montrant, pour la plupart, un noyau distinct.

3° Des cellules à un ou deux prolongements (Pl. IV, fig. 14, *m*) possédant un noyau bien caractérisé et nettement délimité au sein d'un protoplasme, dont les fines granulations prennent la disposition lâchement réticulée. Ces cellules, peu nombreuses, ne s'observent que tout à fait à la périphérie de la cavité générale de la larve, au-dessous du plexus sous-ectodermique, où on ne les découvre que par une attention bien soutenue. Elles se colorent légèrement en violet par l'hématoxyline, tandis que les deux autres sortes d'éléments précédents prennent une coloration rose, d'autant plus

intense que leur contenu est plus riche en granulations vitellines, sur les préparations colorées par l'hématoxyline et l'éosine.

Ces trois formes d'éléments libres ne sont pas, cependant, les seules que l'on rencontre dans la cavité générale de la larve. Il existe entre elles toute une série de formes intermédiaires, qui, en les rattachant les unes aux autres, permettent d'en établir l'histogenèse. Chez les embryons, dont les figures 13 et 14 (Pl. IV) représentent des coupes, le blastocœle, qui deviendra la cavité générale de la larve, ne renferme qu'une seule sorte d'éléments, les éléments endodermiques, dont la richesse en granulations vitellines leur a valu le nom de *globules vitellins*, sous lequel quelques auteurs les ont désignés. Dans les stades embryonnaires ultérieurs, et jusqu'au moment de l'éclosion de la larve, ces globules vitellins ne diffèrent entre eux que par l'abondance plus ou moins grande des granulations vitellines qu'ils renferment. Cette graduation dans la richesse vitelline se retrouve dans les éléments libres de la cavité générale de la larve, et entre les cellules du premier groupe (Pl. IV, fig. 24, e_1, e_2), et celles du second groupe (e_4), existe une forme intermédiaire (e_3). Il en est de même entre les cellules du groupe (e_4) et les cellules à prolongements (m) ; car les formes (e_4), où le noyau n'est plus masqué par les granulations vitellines, n'ont plus qu'à s'allonger pour donner les cellules à prolongements (m).

Il résulte donc que les éléments (m) proviennent, par différenciation progressive, des globules vitellins ou éléments endodermiques de l'embryon. Ils constituent, par conséquent, les premiers éléments mésodermiques libres, à caractères mésenchymateux, que l'on rencontre dans la larve et que l'on retrouve successivement dans l'ozoïde et dans les divers blastozoïdes.

VIII. — Métamorphose.

La larve de *Bugula Sabatieri* se fixe quelques heures après son éclosion. Sa vie libre ne dépasse jamais une durée de trois ou quatre heures, pourvu, toutefois, que les conditions auxquelles elle est soumise au cours des observations, ne viennent hâter ou retarder le moment de la fixation.

Une plus faible étendue des mouvements de la larve et leur ralen-

tissement, une tendance bien manifeste à regagner toujours un même point des parois du vase ou de la surface du liquide, sont les premiers signes précurseurs de la fixation. La larve ne s'éloigne alors que très peu du point qu'elle semble avoir choisi pour s'y fixer, et après chacune de ses évolutions, elle se rapproche de ce point, dans le voisinage duquel elle tourne rapidement sur elle-même, sans se déplacer au sein du liquide ambiant. Elle s'éloigne et revient encore plusieurs fois, tourne longtemps sur elle-même, et finalement reste immobile. La larve est dès lors en voie de fixation et va subir la métamorphose qui la transformera en *oozoïde* en passant par le stade intermédiaire de *cystide*.

Les premières phases de la métamorphose larvaire ne peuvent être régulièrement suivies que sur le vivant. Les réactifs fixateurs détruisent le plus souvent la larve, quand elle n'a pas encore atteint le stade de cystide, et on est obligé, après quelques essais infructueux, de renoncer à l'usage des coupes dans l'étude des premières figures de la métamorphose. L'observation sur le vivant et sous le microscope, la larve étant placée à l'aide d'une pipette sur une lame porte-objets à cellule, permet au contraire de surprendre toutes les transformations successives, depuis le moment de la fixation jusqu'à l'état de cystide [1]. Une fois immobile, la larve applique la face orale contre la paroi du porte-objets ou du couvre-objets et se maintient, sans doute, dans cette position par l'intermédiaire de la sécrétion du double organe glandulaire qui est conduite jusqu'au centre de la face orale, par la dépression longitudinale et médiane de la papille vibratile et de la fente ciliée. Les cils vibratiles de la couronne et le plumet vibratile s'agitent encore, mais beaucoup moins vivement que pendant la vie libre. Les contractions de la larve sont au contraire plus accentuées, fréquemment répétées, presque sans interruption. On ne tarde pas alors à assister à la

---

[1] J'ai utilisé avec beaucoup de succès le procédé indiqué par M. **Delage** (Embryogénie des Eponges. *Archives de Zoologie expérimentale*, 2e série, t. X, 1892) : « Les larves recueillies avec une pipette sont mises dans un tube de verre à bords rodés, que l'on remplit exactement d'eau et que l'on recouvre d'une lamelle mince, de manière à ne laisser aucune bulle d'air. Bientôt, elles montent à la surface, rencontrent la lame de verre et s'y fixent (p. 420). » Je recouvrais les tubes de verre d'une lamelle couvre-objets que je portais sous le microscope, sur des lames porte-objets à cellule, de manière à ne pas écraser les larves fixées.

dévagination du sac interne, formant un disque courtement pédiculé, par lequel la larve adhère fortement à la surface contre laquelle elle s'est fixée. Le sac interne constitue la *plaque adhésive*.

Sous l'influence des contractions des fibres musculaires, la face antérieure de la larve se déprime, fortement attirée par le sac interne dévaginé, tandis qu'un étranglement apparaît dans la zone équatoriale de la couronne. Le sillon palléal, peu distinct sur la larve libre, se montre désormais sous forme d'une échancrure profonde entourant la calotte qui se contracte encore. Les cils vibratiles, dont les mouvements ont cessé, sont encore adhérents à la cuticule, mais avec un aspect plus ou moins ratatiné.

Les contractions s'accentuant encore davantage, on assiste brusquement au retournement de la couronne et au déploiement du manteau, de telle manière que la partie aborale de la couronne se trouve rapprochée de la partie orale, et par conséquent, des bords de la plaque adhésive.

La calotte s'invagine à son tour dans la cavité de la larve, laissant après elle une dépression profonde, fermée bientôt après par le rapprochement et la soudure des bords supérieurs du manteau. Celui-ci ne tarde pas à se réunir inférieurement à la plaque adhésive, transformant la larve en une masse arrondie supérieurement et aplatie inférieurement. *Le stade du cystide est atteint.*

Une mince cuticule se développe au-dessus du manteau qui forme maintenant en partie l'épithélium externe, limitant, du cystide. Cette cuticule s'épaissit rapidement, gênant les observations sur le vivant. Les stades ultérieurs de la métamorphose larvaire nécessitent, désormais, l'emploi des coupes.

La figure 1 (Pl. V) représente un cystide observé deux heures après la fixation de la larve. A la périphérie, on distingue à travers la cuticule, la coupe optique de l'épithélium palléal qui forme l'épiderme du cystide. Il entoure une masse de globules arrondis, réfringents, dont la portion centrale présente un espace clair correspondant à la région où la calotte s'est invaginée. La figure 2 (Pl. V) représente une des coupes méridiennes faites dans un cystide analogue à celui de la figure 1, obtenu par la fixation des larves sur une pellicule de collodion, suivant le procédé indiqué par **Prouho** [1].

---

[1] **Prouho** (**90**, p. 111) « élève les larves dans un vase dont l'intérieur a été entièrement enduit de collodion et qui a été abandonné à lui-même

Sur cette coupe, le cystide est limité extérieurement et dans sa portion arrondie par un épithélium palissadique revêtu d'une cuticule, tandis que dans la portion aplatie, adhérente à la pellicule de collodion, une bande granuleuse, vacuolaire, dérivant directement de la plaque adhésive, et par conséquent du sac interne, complète les parois de la cavité du cystide. Epithélium palissadique et bande granuleuse forment un sac clos dans lequel se trouvent logés les différents organes larvaires, qui, pour la plupart, ont dégénéré et n'y sont représentés que par leurs résidus histolytiques.

A droite et à gauche de la figure 2 (Pl. V), on voit la section de la cavité annulaire formée par la soudure du bord inférieur palléal avec la plaque adhésive, après le retournement de la couronne. La lumière de cette cavité est occupée par les cils vibratiles de la couronne, fragmentés, formant une substance granuleuse faiblement colorée. Bien limitée du côté interne par un filet grossièrement granuleux provenant de la dégénérescence de la cuticule coronale, la cavité annulaire est complétée du côté externe par l'ectoderme oral. En relation avec la cuticule de la couronne, on devrait retrouver la zone des granulations vitellines déjà signalée dans la larve et que la disparition des membranes cellulaires coronales avait

---

pendant un temps suffisamment long pour que l'éther soit complètement évaporé. Au moment de leur métamorphose, les larves se fixent sur les parois du vase, c'est-à-dire sur le collodion. Quand on veut étudier l'une d'elles, on incise tout autour la pellicule à laquelle elle adhère, et l'on obtient ainsi, sans difficulté, une petite lame transparente, portant en son milieu la larve, qu'il est désormais possible de soumettre à toutes les observations et manipulations nécessaires, sans que l'on soit, pour cela, obligé de le toucher. » Ce procédé, très ingénieux, m'a rendu de grands services, et, grâce à lui, mes recherches sur la métamorphose larvaire ont été de beaucoup simplifiées. Il est utile de répandre sur les parois du vase une couche suffisante de collodion, afin de supprimer les déchirures de la pellicule qui ne manquent pas de se produire lorsque la couche de collodion est trop mince. Ces déchirures, que l'on ne voit pas le plus souvent, doivent être évitées par le fait que les larves les découvrent facilement et s'échappent en dehors de la pellicule pour se fixer contre les parois propres du vase. De plus, lorsqu'il s'agit de faire subir aux larves fixées les manipulations qui permettent de les débiter en coupes, il est encore utile que la pellicule ne soit pas trop mince pour qu'elle ne soit pas trop ramollie par le séjour dans les alcools, ce qui rend l'orientation des coupes difficile. Toutes mes préparations de cystides d'oozoïdes ont subi les mêmes traitements que les larves.

rendues libres du côté de la cavité larvaire. Il n'en est rien. Cependant, au voisinage de la cuticule, on rencontre dans le cystide des éléments arrondis, comparables aux éléments e_1 (Pl. IV, fig. 24) décrits à propos de la structure de la larve libre, bourrés de granulations légèrement colorées en rose, rappelant de très près celles de la zone coronale.

Sur la même figure (Pl. IV, fig. 2), on voit encore, en haut de la coupe et dans la cavité du cystide, le double épaisissement ectodermique qui, par l'invagination de la calotte, a pris la forme d'un entonnoir, dont la cavité est en partie occupée par l'organe nerveux central, que surmonte une substance granuleuse provenant des cils et de la cuticule de la calotte. Enfin, le reste de la cavité du cystide est occupé par les mêmes éléments libres que ceux rencontrés dans la cavité générale de la larve, mais dont un certain nombre présentent, toutefois, des caractères bien différents. Ainsi quelques-uns, de la forme e_1 (Pl. IV, fig. 4), renferment des granulations nombreuses que leur coloration empêche de confondre avec ceux de la forme e_1, e_2 et e_3 que l'on retrouve dans la cavité du cystide. Dans les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine, les uns renferment des granulations fortement colorées en violet par l'hématoxyline, provenant de la dégénérescence de l'organe glandulaire de la larve ; les autres contiennent une fine poussière légèrement teintée de violet, qui n'est autre chose que le produit de la dégénérescence de l'épithélium de l'organe piriforme et des tractus fibrillaires nerveux.

De tous les organes larvaires, on ne retrouve donc, dans le cystide examiné deux heures après la fixation de la larve, que l'épithélium palléal et le double épaississement de la calotte qui n'aient pas été frappés de dégénérescence. Quant à l'épithélium du sac interne, dont les caractères cellulaires avaient à peu près complètement disparu dans la larve libre, il forme dans le cystide une couche à structure mal définie, sur laquelle j'aurai l'occasion de revenir un peu plus loin. L'organe nerveux central se reconnaît encore assez facilement, tant par la position qu'il occupe au centre du double épaississement que par la morphologie des éléments qui subsistent et la manière dont ils se comportent avec les teintures. Il ne tarde pas cependant à disparaître, et, comme les autres tissus larvaires non utilisés, il subit à son tour l'histolyse. Il n'en est pas de même pour l'épithélium palléal, le double épaississement de la calotte et l'épi-

thélium du sac interne qui a formé la plaque adhésive, que l'on retrouve dans les stades ultérieurs de la métamorphose.

Ainsi qu'on peut en juger par l'examen comparatif des différentes phases de la métamorphose que représentent les figures 11 et 12 du texte et la figure 4 (Pl. V), les modifications subies par le cystide pour se transformer en oozoïde s'effectuent très rapidement. La figure 11 (du texte) se rapporte à un cystide observé, sur le vivant, quatre heures après la fixation de la larve. A ce stade, on constate

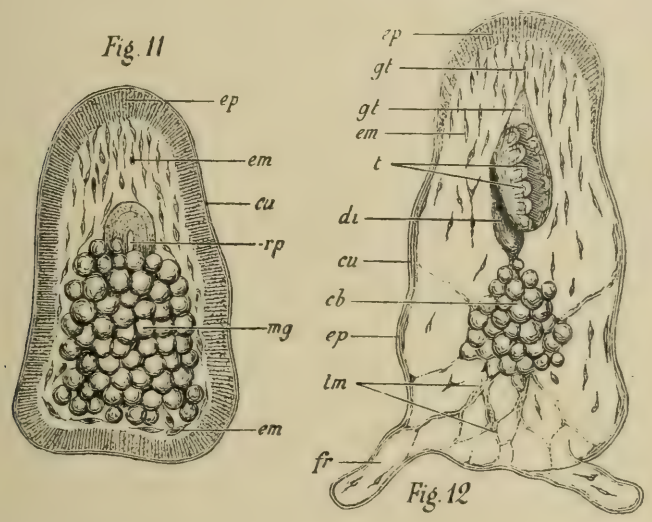


Fig. 11. — *Cystide de* Bugula Sabatieri (4 heures). — *cu*, cuticule ; *em*, éléments mésenchymateux ; *ep*, épiderme ; *mg*, « masse des globules » des auteurs ; *rp*, rudiment polypidien.

Fig. 12. — *Cystide de* Bugula Sabatieri (8 heures). — *cb*, corps brun ; *cu*, cuticule ; *di*, diverticule intestinal ; *em*, éléments mésenchymateux ; *ep*, épiderme ; *fr*, fibres radiciformes de fixation ; *gt*, gaine tentaculaire ; *gt'*, tractus mésenchymateux suspendant la gaine tentaculaire ; *t*, tentacules ; *tm*, tissu mésenchymateux.

tout d'abord l'allongement du cystide dans la région opposée à la paroi basale, c'est-à-dire dans la région correspondant au pôle aboral de la larve. Dans les coupes optiques, on distingue nettement l'épithélium (*ep*) et sa cuticule périphérique (*cu*) des éléments libres de la cavité du cystide. Ceux-ci sont groupés et forment un massif occupant la portion basale de cette dernière, dont la portion opposée, renfermant peu d'éléments, laisse voir par transparence une vésicule à double paroi (*rp*) en partie engagée dans le massif infé-

rieur. Cette double vésicule constitue, ainsi que nous allons le voir, le *rudiment du polypide*.

La figure 12 (du texte) représente un cystide de huit heures. Extérieurement, il ne diffère du précédent que par un allongement encore plus accentué, et par l'existence de deux ou trois processus basilaires, augmentant l'adhérence du cystide sur le support. Par transparence, on observe encore l'épiderme sous-cuticulaire (*ep*) ; mais, tandis que dans le stade antérieur cet épithélium possédait une hauteur à peu près uniforme dans les différents points du cystide, ici, au contraire, les éléments qui le constituent ont une hauteur qui va diminuant de la région terminale à la région basale, où ils ne forment plus qu'une fine membrane tapissant la cuticule intérieurement. De même, on remarque que les éléments qui remplissaient la portion basale de la cavité du cystide ne constituent plus une masse aussi importante. Ils sont groupés les uns contre les autres en un massif allongé suivant l'axe du cystide, dont ils occupent la région moyenne. Cet amas n'est pas libre dans la cavité du cystide ; il est relié à la paroi basale par des tractus granuleux (*tm*), sur le trajet desquels on aperçoit aisément quelques corpuscules, dont la coloration jaunâtre rappelle beaucoup la couleur des éléments entrant dans la constitution du massif.

La double vésicule a complètement changé d'aspect. Elle s'est transformée en un ensemble assez complexe, dans lequel on peut reconnaître déjà l'ébauche de la plupart des organes du polypide adulte. On y remarque un disque épais, elliptique, allongé suivant l'axe du cystide, portant sur une de ses faces douze prolongements cylindriques, courts, qui constituent les rudiments des tentacules (*t*). Ceux-ci sont placés côte à côte, à l'exception, cependant, des deux qui occupent le pôle supérieur, et qui sont séparés l'un de l'autre par un intervalle suffisamment prononcé, pour que la distribution des rudiments tentaculaires autour du disque affecte une disposition en fer à cheval assez accusée. Sur l'autre face, existe un prolongement tubuleux, accolé contre le disque, dirigé longitudinalement et légèrement renflé dans sa partie inférieure, où il se termine en cæcum (*di*). Cette formation tubuleuse, qui, par ses différenciations ultérieures, donnera les différentes parties de la région digestive proprement dite, s'insère sur le disque au niveau même de l'ouverture du fer à cheval tentaculaire, dans laquelle il s'ouvre lui-même par un orifice qui deviendra plus tard l'anus. Enfin, ce disque,

qui constituera la région pharyngo-œsophagienne du polypide adulte, est suspendu dans la cavité du cystide par une membrane conique (*gt*) dont la base oblique s'insère sur le pourtour du disque, tandis que le sommet, dirigé vers la région terminale (supérieure) du cystide, s'insère sur les parois de ce dernier. Ce sac membraneux deviendra la gaine tentaculaire.

En dehors du rudiment polypidien, du massif globulaire et des tractus qui relient ce dernier à la paroi du cystide et qui formeront le tissu funiculaire de l'oozoïde, la cavité du cystide renferme encore quelques éléments libres (*em*) pourvus de prolongements. La plupart d'entre eux sont fusiformes et occupent la région supérieure de la cavité ; quelques autres sont disséminés çà et là, contre les parois du cystide, et renferment le plus souvent des granulations colorées comparables aux corpuscules que j'ai signalés sur le trajet des tractus funiculaires.

La figure 4 (Pl. V) est la représentation de la coupe optique d'un cystide ayant presque atteint l'organisation définitive de l'oozoïde, vingt-quatre heures après la fixation de la larve. L'allongement du cystide est encore plus accusé que dans le stade précédent, et la cavité, toujours rétrécie dans la portion basale, s'est élargie dans la portion terminale où se trouve logé le polypide. Les différentes parties de celui-ci montrent un commencement de différenciation, les unes par rapport aux autres, révélée par une succession d'étranglements délimitant chacune de ces parties. On constate aussi dans le port du polypide un relèvement du plan supérieur du disque, dont le résultat a été de donner une direction longitudinale aux tentacules (*t*) et à la région pharyngo-œsophagienne. La formation tubuleuse du plan inférieur du disque, c'est-à-dire le diverticule intestinal, a conservé sa direction et sa situation primitives, et, comme précédemment, son extrémité cæcale est en partie engagée dans le massif globulaire (*cb*), qui, lui, a perdu beaucoup de son importance.

Les tractus funiculaires (*tm*) possèdent les mêmes relations. Ils n'ont fait que s'accroître en longueur, suivant, avec le massif globulaire, le polypide dans son ascension vers la partie supérieure du cystide.

La gaine tentaculaire est accolée à la paroi supérieure de la cavité contre laquelle elle est maintenue par la poussée des tentacules. A ce niveau, l'épiderme s'est très aminci et ne présente plus les caractères d'un épithélium palissadique, qu'il a cependant con-

servés dans une portion de cette région terminale, opposée à celle dont il s'agit.

Dans la cavité générale du futur oozoïde, on retrouve les mêmes éléments libres et avec les mêmes caractères que devant. Mais des organes nouveaux ont fait leur apparition dans la partie élargie ou terminale de la cavité ; ce sont des fibres musculaires (Pl. V, fig. 4, *mup*) s'insérant par leurs deux extrémités sur les parois, distribuées à droite et à gauche du plan sagittal médian du polypide ; elles forment les muscles pariétaux de l'oozoïde. Autour du disque tentaculaire, on voit aussi de nombreuses et longues fibres musculaires se portant vers les parois de la région inférieure de la cavité, sur lesquelles elles s'insèrent par leur extrémité distale. Ces fibres que je n'ai pas représentées dans la figure 4 (Pl.V) au profit de la clarté des différenciations du polypide et de ses relations avec le massif globulaire, se contractent déjà à ce stade et occasionnent le retrait du polypide vers la région inférieure de la cavité ; elles constituent le muscle grand rétracteur du polypide de l'oozoïde.

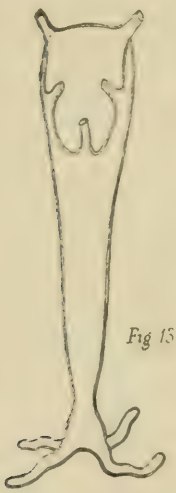


Fig. 13. — *Oozoécie de* Bugula Sabatieri.

La figure 13 du texte est la reproduction du squelette d'un oozoïde complètement développé, observé par la face frontale, quarante-deux heures après la fixation de la larve. Le figure 2 (Pl. I) donne une représentation de l'organisation d'un oozoïde un peu plus âgé (48 heures), ayant déjà produit le bourgeon du premier blastozoïde.

Parvenu au stade définitif de son développement, l'oozoïde possède la même organisation générale que le bryozoïde d'origine blastogénétique. Quelques caractères extérieurs propres à l'oozoïde et l'absence d'organes reproducteurs pendant toute la vie de l'oozoïde sont les seules différences qu'on puisse signaler. La loge zoéciale de l'oozoïde (fig. 13 du texte) s'éloigne, en effet, par sa dilatation supérieure de la forme de celle du bryozoïde. De plus, l'aréa membraneuse frontale, correspondant à cette dilatation, est plus courte et plus large à la fois, et le bord en est occupé par cinq épines, une inférieure, médiane, et quatre supérieures, latérales, deux de chaque côté.

Nous venons de suivre sur le vivant, pas à pas, les transformations opérées dans la structure du cystide provenant de la fixation de la larve, pour atteindre l'organisation définitive de l'oozoïde. Ces observations sont évidemment imparfaites et ont besoin d'être complétées par une étude, encore plus suivie, des phénomènes histologiques qui accompagnent la métamorphose, en même temps qu'il y a lieu de bien fixer l'origine des organes faisant leur apparition au cours de ces transformations, et le sort dévolu aux organes larvaires inutilisés.

IX. — Origine et développement des parois oozoéciales

Nous avons vu (p. 107) que les parois du cystide nouvellement formé étaient constituées, en partie par un épithélium provenant de la dévagination du manteau larvaire, et en partie par la dévagination du sac interne. Sur les coupes, ces deux parties, qui sont intimement soudées l'une à l'autre de manière à ne former qu'une seule couche limitant la cavité du cystide, possèdent des caractères histologiques différents, permettant de les distinguer facilement l'une de l'autre, et d'en suivre séparément l'évolution.

Dans un cystide, tel que celui représenté en coupe par la figure 2 (Pl. IV), l'épithélium palléal (*ep*) dont les éléments se sont multipliés très activement, immédiatement après le déplissement du manteau, est formé de cellules étroites, à extrémité profonde légèrement effilée, quelque peu renflées dans la région occupée par le noyau. Elles offrent tout l'aspect de cellules fusiformes dont l'extrémité périphérique, d'abord rétrécie, s'élargit ensuite légèrement au contact de la cuticule qui les recouvre extérieurement. Jusqu'au niveau de la plaque adhésive, cet épithélium palissadique forme une couche régulière dans laquelle les différentes cellules ont à peu près la même hauteur ; il est revêtu d'une cuticule (*cu*) qui ne peut être considérée que comme un produit de sécrétion des cellules épithéliales. Cette cuticule n'est pas limitée, en effet, à l'épithélium palléal ; elle se prolonge autour du cystide sur le substratum, tout comme si la sécrétion, trop abondante, avait coulé et s'était répandue sur ce dernier.

La plaque adhésive (Pl. IV, fig. 2, *si*) forme une lame basale

adhérente par tous ses points à la surface de la pellicule de colodion sur laquelle s'est fixée la larve. Sur les coupes colorées à l'hématoxyline et l'éosine, elle se montre constituée par une substance granuleuse fondamentale, au sein de laquelle existent de très nombreux espaces vésiculaires, disséminés çà et là, et sans ordre apparent. Dans chacune de ces vésicules incolores, tranchant sur la couleur rose-violacée de la substance fondamentale, on remarque une, deux, ou quelquefois trois, granulations jaunâtres, dont les contours sont irréguliers et dont les dimensions sont d'autant plus grandes que le nombre en est plus restreint. Quand il n'y a qu'une de ces granulations, on remarque que la portion centrale est occupée par un point très réfringent, coloré en rose vif, s'irisant en faisant varier le point. Lorsqu'il y a plusieurs granulations, ce point central réfringent ne s'observe que dans la plus grande d'entre elles, les autres en étant dépourvues. Aucune séparation, aucun cloisonnement ne se constate dans la lame basale, venant indiquer des limites cellulaires ; enfin, elle n'est pas revêtue par une cuticule.

Dans le stade plus avancé que représente la figure 3 (Pl. IV), les deux parties constitutives de la paroi du cystide présentent des caractères quelque peu différents de ceux qu'elles possédaient au stade précédent. La plaque adhésive (*si*) forme maintenant un épithélium cylindrique, dont les éléments, à bord profond arrondi, sont limités extérieurement par une membrane cuticulaire qui les sépare du substratum. Elle n'est plus aussi nettement distincte de l'épithélium d'origine palléale, à la structure duquel elle passe sans transition bien marquée.

Ce dernier a conservé ses caractères d'épithélium palissadique dans la région terminale du cystide, c'est-à-dire dans la partie du cystide où s'effectue l'allongement ; mais il perd de son importance au fur et à mesure qu'on se rapproche de la région basale, où les éléments, dépourvus de limites cellulaires distinctes, se confondent en une couche peu épaisse dans laquelle les noyaux sont encore très apparents. Par le raccourcissement graduel de leur prolongement profond et par la dilatation de leur partie renflée, les cellules allongées, fusiformes, de la région terminale passent à la forme cubique qui fait place elle-même à la forme aplatie. Les contours cellulaires s'effacent graduellement, à leur tour, dans la partie pavimenteuse de cet épithélium.

Les différenciations dont l'épithélium palléal est le siège s'accen-

tuent encore davantage dans la suite du développement, de telle sorte que dans l'oozoïde il constitue une membrane nucléée très mince, dont les limites cellulaires ne se révèlent que par une imprégnation au nitrate d'argent. Il en est de même pour l'épithélium cylindrique basal, qui, après avoir produit par évagination les deux ou trois prolongements tubulaires, radiciformes, servant à la fixation définitive de la colonie, se transforme en une membrane nucléée, ne différant en rien de la précédente dont elle est la continuation.

La cavité générale de l'oozoïde se trouve donc limitée par un épithélium pavimenteux, d'origine essentiellement ectodermique. C'est un épiderme. Toutefois, la partie de l'épiderme qui dérive du manteau larvaire, ne se transforme pas sur toute sa surface en épithélium pavimenteux. Le caractère cylindrique de cet épithélium se conserve toujours dans la région où le cystide s'accroît en longueur et se retrouve dans la région dorsale de l'oozoïde, où se produira, par bourgeonnement, le premier blastozoïde.

La cuticule qui recouvre extérieurement la paroi épithéliale limitante du cystide, s'imprègne de calcaire sur toute son étendue, à l'exception cependant de la partie qui forme l'aréa membraneuse frontale de l'oozoïde. Elle constitue l'ectocyste, tandis que l'épiderme forme l'endocyste.

X. — Origine et développement du polypide

Nous avons déjà vu (p. 110) que le polypide se développait aux dépens de la vésicule close (*rp*) que renfermait le cystide, une fois parvenu au stade de la figure 11 (du texte) et dont la figure 3 (Pl. V) représente une coupe longitudinale. Il reste donc, pour établir l'origine du polypide, à fixer l'origine de la double vésicule.

En comparant les figures 2 et 3 (Pl. V), on ne saurait mettre en doute que la double vésicule, dont la section est figurée en *rp* (fig. 2), ne soit formée au moins en partie par le disque méso-ectodermique de la calotte de la larve, dont la figure 2 représente une coupe en *epe* et *epm*. L'invagination de la calotte, avons-nous vu (p. 108) forme dans la cavité du cystide une sorte d'entonnoir à double paroi, à grande ouverture supérieure, à cavité occupée par l'or-

gane nerveux central dégénérescent, et dont la petite ouverture, inférieure, donne encore passage au tractus fibrillaire neuro-musculaire. L'épaississement ectodermique (*epe*) en constitue la paroi interne, et l'épaississement mésodermique (*epm*), la paroi externe. A ce même stade, qui suit immédiatement après l'invagination de la calotte, on peut remarquer, au niveau des deux ouvertures du double épaississement, une différenciation des éléments libres de la cavité du cystide. Il se forme, en effet, au voisinage de la grande ouverture supérieure, un massif cellulaire (Pl. V, fig. 2, *a*), se distinguant nettement des autres éléments libres, par la légère coloration violette qu'il prend dans les préparations colorées à l'hématoxyline et à l'éosine. Ce massif constitue une lame reliant les bords supérieurs libres du double épaississement, dont elle se distingue, cependant, par sa faible coloration et le groupement encore indéterminé de ses éléments. De même, dans le voisinage de la petite ouverture inférieure, on peut voir en *b* (Pl. V, fig. 2) quelques cellules se distinguant par la coloration légèrement violette des éléments libres qui les entourent ; elles se groupent autour du tractus fibrillaire et quelques-unes, accolées contre le double épaississement, paraissent déjà faire corps avec ce dernier.

A un stade ultérieur, intermédiaire entre celui de la figure 2 et celui de la figure 3 (Pl. V), le disque méso-ectodermique invaginé fait partie d'une vésicule complètement close, dans la cavité de laquelle on aperçoit encore de légères traces des cils vibratiles de la calotte. Mais cette vésicule ne possède pas une double paroi sur toute son étendue ; la double paroi n'existe que sur la face latérale, tandis que dans les deux pôles correspondant aux ouvertures primitives, la couche cellulaire est unique. Ce n'est que plus tard que les deux feuillets s'individualisent dans cette dernière, continuant les deux couches du disque méso-ectodermique, ainsi que le représente la figure 3 (Pl. V).

La vésicule close, qui, par une succession de différenciations accompagnant son développement, donnera ultérieurement le polypide de l'oozoïde, est donc constituée par deux feuillets : un feuillet interne et un feuillet externe. Le feuillet interne tire son origine, en partie de l'épaississement ectodermique de la calotte, et en partie de la différenciation d'éléments libres de la cavité générale du cystide. De même, le feuillet externe est formé, en partie par l'épaississement mésodermique de la calotte, et en partie par les éléments

libres du cystide différenciés. Il résulte donc que le rudiment qui donnera le polypide de l'oozoïde possède, vis-à-vis des feuillets embryonnaires, une origine assez complexe pouvant être soumise à la discussion. J'aurai l'occasion, plus loin, de reprendre cette origine.

Quant aux différenciations que subit la vésicule du rudiment polypidien pour atteindre la structure définitive du polypide de l'oozoïde, elles sont absolument identiques à celles que je décrirai plus tard à propos du développement du polypide des blastozoïdes. Il n'en sera pas question ici, car la vérification des faits et leur discussion même seront beaucoup plus aisées, si ces faits sont exposés à propos du développement du polypide des blastozoïdes que l'on peut observer à toute époque de l'année, tandis qu'il n'est pas toujours facile d'avoir des oozoïdes en voie de formation. Un chapitre spécial sera d'ailleurs consacré à cette étude.

XI. — Origine du tissu mésenchymateux et des leucocytes nature et origine du corps brun

J'ai déjà indiqué, au sujet des modifications subies par le cystide pour se transformer en oozoïde, et d'après les observations faites sur le vivant, la concentration graduelle des éléments primitivement libres et épars dans la cavité du cystide, en un massif dont la coloration jaune est due à la présence de granulations de cette couleur, renfermées dans ses éléments constitutifs. Ce massif paraît être suspendu, d'une part au cæcum du jeune polypide avec lequel il est en contact, d'autre part aux parois du cystide par l'intermédiaire des tractus funiculaires qui s'échappent du massif en des points opposés à celui occupé par le polypide.

De même, j'ai fait remarquer que, au fur et à mesure de l'allongement du cystide et du développement du polypide, ce dernier s'éloignait de plus en plus de la paroi basale et que les tractus funiculaires devenaient de plus en plus importants, tandis que, au contraire, le massif des éléments libres de la cavité du cystide prenait des dimensions de plus en plus réduites, non pas que la taille des éléments se trouvât diminuée, mais parce que leur nombre va toujours décroissant. Il semble donc, au premier abord, qu'il existe

une relation très étroite entre l'accroissement et le développement du polypide et des tractus funiculaires, d'une part, et la réduction de plus en plus accentuée du massif. Mais, si l'on tient compte maintenant que les tractus funiculaires présentent toujours sur leur parcours un certain nombre d'éléments allongés, renfermant des granulations jaunes semblables à celles des éléments du massif, et que de semblables granulations n'existent pas dans les cellules constitutives du polypide, on est obligé de conclure en une relation tout à fait directe entre la réduction du massif et le développement du tissu funiculaire La présence des éléments à granulations colorées dans la constitution des tractus funiculaires en trahissent l'origine, et il n'en faut pas davantage pour se convaincre que les éléments libres de la cavité du cystide réunis en massif, sont utilisés en grande partie dans la formation du tissu funiculaire. Enfin, ceux d'entre eux qui ne se différencient pas en éléments funiculaires, constituent le corps brun que l'on trouve suspendu au cæcum du polypide de l'oozoïde, au moment où celui-ci atteint sa structure définitive (Pl. 1, fig. 2, *cb* .

L'examen des coupes histologiques faites dans des cystides de divers âges confirme non seulement les résultats précédents, auxquels on est conduit par l'observation un peu grossière des faits sur le vivant, mais encore il permet de préciser quels sont, parmi les éléments du massif, ceux qui entrent dans la constitution du tissu funiculaire et ceux qui forment le corps brun ; enfin, il permet de saisir aussi les différenciations que subissent les uns et les autres pour parvenir à leur manière d'être définitive.

Nous avons constaté dans la cavité générale de la larve l'existence de deux sortes d'éléments libres : des cellules mésenchymateuses ayant les caractères histologiques des leucocytes du bryozoïde et des éléments endodermiques n'ayant pas encore subi de différenciation. Nous avons retrouvé ces mêmes éléments dans la cavité générale du cystide, en même temps que ceux provenant de la dégénérescence des organes larvaires. Mais, nous avons vu qu'en dehors de leur structure spéciale, chacune de ces sortes d'éléments présentait, dans les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine, une coloration spéciale permettant d'en suivre assez facilement l'évolution ultérieure sur les coupes.

Les cellules mésenchymateuses, dont le réticulum protoplasmique se colore légèrement en violet, tandis que les fines granulations

vitellines emprisonnées dans les mailles prennent une coloration rose, occupent la partie périphérique du cystide et sont reliées les unes aux autres par leurs prolongements. Leur nombre, d'abord très réduit au moment de la fixation de la larve, s'accroît sans cesse au fur et à mesure que se développe le cystide. Je n'ai observé aucun cas de division de ces éléments mésenchymateux, bien que mes préparations soient cependant très nombreuses et que j'en aie varié le mode de fixation, auquel aurait pu être attribuée l'absence des phénomènes cynétiques. Par suite, la multiplication des éléments mésenchymateux, leur nombre toujours croissant, doivent être rapportés à une tout autre cause ; car même s'il existait des divisions, celles-ci devraient être considérées comme très rares et, dans tous les cas, insuffisantes à expliquer le nombre de plus en plus grand des cellules mésenchymateuses. Celles-ci constituent un plexus pariétal, relié au massif central par des trabécules de même nature, qui ne sont que les ébauches des ramifications périphériques des cordons funiculaires.

Si l'on examine maintenant la structure des éléments entrant dans la constitution du massif, on constate que les globules vitellins, quelle que soit leur richesse en granulations vitellines, évoluent d'une manière bien différente de celle des éléments provenant de la dégénérescence des organes larvaires. Dans les premiers, les granulations vitellines subissent une sorte de fragmentation et deviennent beaucoup plus nombreuses, en même temps que leurs dimensions deviennent de plus en plus réduites (Pl. III, fig. 7 et 8, *em*). Le protoplasma dans lequel elles baignent prend lui-même un aspect de plus en plus franchement réticulé, et la coloration violette y prend progressivement la place de la coloration rose que présentaient ces éléments dans la larve. Le noyau, d'abord masqué par le vitellus, se montre maintenant assez distinctement, par suite de la disparition graduelle des granulations vitellines. La forme de ces éléments s'allonge jusqu'à devenir fusiforme, et, alors, il n'est plus permis de les distinguer des éléments mésenchymateux transmis par la larve au cystide, avec lesquels on les confond.

Quant aux éléments provenant de la dégénérescence larvaire, ils suivent tous une évolution identique qui les transforme en globules sphériques à contenu homogène, auxquels je donnerai le nom de *corpuscules de rebut*. Les cellules de la couronne, qui, lors de l'éclosion de la larve, ont déjà perdu leurs membranes latérales et dont

les noyaux ne se distinguent plus au sein de la masse protoplasmique commune, occupent dans le cystide le bord interne du canal annulaire, tandis que les cils vibratiles en occupent la cavité. La coloration rose que présente le protoplasme coronal et la coloration violette des cils vibratiles et de la cuticule, sur les coupes traitées par l'hématoxyline et l'éosine, permettent de suivre assez facilement les changements que subissent ces parties. L'une et l'autre, d'ailleurs, se transforment successivement en petites masses arrondies d'une substance granuleuse, occupant encore pendant un certain temps leur situation primitive, celle où, précédemment, existait le canal annulaire. Mais elles ne tardent pas à se séparer les unes des autres, et, dans un stade plus avancé, tel que celui représenté par la figure 3 (Pl. V), elles sont irrégulièrement distribuées dans la cavité du cystide, au milieu des éléments mésenchymatenx et endodermiques. Cependant, ces masses, que l'on reconnaît toujours à leur coloration et à leur structure finement granuleuse, ne présentent pas toutes la même structure. Il en est, comme celle qui est représentée en *hcv* (Pl. III, fig. 7), qui possèdent encore les caractères primitifs ; d'autres, au contraire, comme celle figurée en *a*, se montrent pourvues d'une fine membrane limitante qui n'existait pas précédemment, et possèdent à leur périphérie ou au sein de leur masse, un certain nombre de vésicules vitellines colorées en rose vif, ressemblant à celles que l'on constate encore dans certains éléments mésenchymateux incomplètement différenciés. Avec un peu d'attention, sur de semblables préparations, on peut même découvrir quelques-unes de ces masses granuleuses de dégénérescence en contact avec ces derniers éléments, lesquels paraissent se mouler à leur surface jusqu'à les revêtir presque complètement. Après de semblables observations, la conclusion qui s'impose est que les produits de dégénérescence de la couronne sont englobés par les cellules mésenchymateuses nouvellement différenciées ; ils sont *phagocytés*.

Il en est à peu près de même pour les deux systèmes glandulaires, qui, une fois la larve fixée, se décomposent en leurs cellules constitutives et forment des corpuscules sphériques fortement colorés en violet (Pl. III, fig. 7, *hg*). Ceux-ci, au fur et à mesure du développement du cystide, sont, la plupart au moins, sinon tous, phagocytés par les cellules mésenchymateuses (Pl. III, fig. 8, *a*).

L'épithélium de la fente ciliée dont la dégénérescence avait com-

mencé de se produire pendant la vie libre de la larve, l'épithélium de la papille vibratile, le système neuro-musculaire et l'ectoderme oral de la larve se transforment, eux aussi, en masses granuleuses de dégénérescence. Mais leur coloration rosée ne permet pas de les distinguer des masses semblables provenant de la couronne, et, par suite, il m'est impossible d'en retracer l'évolution. Je ne doute pas, cependant, que ces parties ne soient phagocytées à leur tour.

Lorsque de tels amas granuleux ont été absorbés par les éléments mésenchymateux jouant le rôle de phagocytes, les granulations roses de ces derniers subissent une sorte de fragmentation, et leurs divisions, de plus en plus petites, se mélangent à la substance dégénérée (Pl. III, fig. 8, *b*). Finalement, l'aspect granuleux disparaît, tout comme si la substance formant les granulations s'était dissoute au sein du liquide protoplasmique, et la coloration rose devient de plus en plus dominante. Ces phagocytes prennent un aspect homogène et on n'y observe plus que quelques granulations réfringentes, plus fortement colorées (Pl. III, fig. 7 et 8, *cr*). Ils constituent les corpuscules de rebut, dont le groupement forme le corps brun, dans lequel ils conservent leur structure jusqu'au moment où ils sont absorbés par le cæcum du polypide.

Il résulte donc que tous les éléments entrant dans la constitution du massif du cystide ne subissent pas une même évolution : les uns, provenant de la dégénérescence des organes larvaires, sont phagocytés par les éléments mésenchymateux et transformés en corpuscules de rebut donnant le corps brun. Les autres, qui ne sont autre chose que les cellules endodermiques, se différencient en éléments mésenchymateux, s'unissant à ceux déjà différenciés pour former le tissu mésenchymateux.

Mais les éléments libres, mésenchymateux, de la cavité générale de l'oozoïde ne dérivent pas tous de la différenciation des éléments endodermiques de l'embryon. Lorsque le cystide est définitivement constitué, il existe dans la région distale du cystide, une portion de l'épithélium épidermique dont les cellules palissadiques se multiplient activement et produisent des éléments qui tombent dans la cavité générale (Pl. V, fig. 3), sous la forme mésenchymateuse. Or, cette région épithéliale conserve toujours ses caractères, et les cellules mésenchymateuses ainsi produites deviennent de plus en plus nombreuses dans la cavité du cystide avec les progrès du développement. Elles s'unissent à celles de même nature différenciées aux

dépens des cellules endodermiques, et, comme elles, participent à la constitution du tissu mésenchymateux.

Ainsi donc, le tissu mésenchymateux est formé par le groupement d'éléments mésenchymateux, primitivement libres dans la cavité générale du cystide, provenant à la fois de la différenciation des éléments endodermiques, soit avant, soit après la métamorphose de la larve et de la prolifération des éléments épidermiques dans la région terminale du cystide.

Les leucocytes, vésiculaires ou sphérulaires, que l'on rencontre dans la cavité générale de l'oozoïde, ne sont que les produits de la différenciation d'éléments mésenchymateux issus, soit des cellules endodermiques, soit de la prolifération épidermique, alors que ces éléments ne sont plus libres et font déjà partie du tissu funiculaire.

CHAPITRE VII

REPRODUCTION PAR BOURGEONNEMENT

L'oozoïde de *Bugula Sabatieri* n'a pas encore atteint son développement complet qu'il se montre déjà pourvu d'un bourgeon dorsal, aux dépens duquel se forme le premier blastozoïde de la colonie. Celui-ci bourgeonne à son tour et donne, suivant le cas, un ou deux (fig. 14 du texte) nouveaux bourgeons qui, une fois transformés en bryozoïdes, produisent chacun un ou deux autres bourgeons, et ainsi de suite pendant toute la durée de l'existence de la colonie. Les différents blastozoïdes ainsi obtenus ne sont pas tous coalescents par leurs faces latérales, et la colonie prend un aspect ramifié. La colonie de la *Bugula Sabatieri* est donc le résultat de la production successive d'un ou deux bourgeons aux dépens d'un bryozoïde préexistant, et dont le premier individu est représenté par l'oozoïde issu de la métamorphose de la larve.

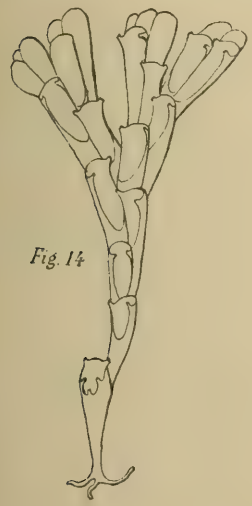


Fig. 14. — *Jeune colonie de* Bugula Sabatieri.

Quoique simple, le mode de bourgeonnement de cette espèce ne peut être ramené à une formule nettement définie. J'ai observé plus de vingt jeunes colonies de *Bugula Sabatieri*, et, soit que les ramifications ne se fussent pas opérées avec le même ordre, soit que la succession dans la formation d'un ou de deux bourgeons ne fût pas la même, je n'ai jamais rencontré un bourgeonnement identique dans aucune d'entre elles. Cependant, un fait constant, qu'il est facile de vérifier, est la production assez régulière, mais par intervalles, d'un seul bourgeon aux dépens des bryozoïdes occupant une situation interne par rapport aux dichotomisations, tandis

que les bryozoïdes externes produisent toujours deux bourgeons. Ces dispositions, que l'on peut constater sur la figure 14 du texte, ont pour conséquence de donner aux rameaux un port légèrement convoluté, et la colonie tout entière prend une forme infundibulaire (Pl. I, fig. 1).

§ 1. — Origine et développement du premier blastozoïde

Le bourgeon, qui par son développement ultérieur doit produire le premier blastozoïde, est porté par la partie terminale et dorsale de l'oozoïde. Il apparaît sous la forme d'une évagination des parois oozoéciales, dans la portion de celles-ci où l'épiderme a conservé ses caractères palissadiques primitifs, en même temps que son pouvoir générateur. Les cellules épidermiques se multiplient, en effet, très activement à ce niveau ; elles fournissent de nouveaux éléments épithéliaux, servant à l'accroissement et à l'allongement du bourgeon, et produisent des éléments mésenchymateux venant occuper la cavité de l'évagination. Cette prolifération cellulaire se continue également pendant toute la première période de formation du bourgeon blastozoïdal. Le nombre des cellules mésenchymateuses contenues dans la cavité du bourgeon devient ainsi très grand ; elles occupent presque la totalité de cette cavité et perdent, au moins une partie d'entre elles, leurs prolongements sous la pression réciproque qu'elles subissent les unes à côté des autres. Elles se groupent et forment dans la partie basilaire de l'évagination une sorte d'épaississement discoïde, évidé dans le centre, mais beaucoup plus développé sur les faces dorsales et latérales que sur la face frontale, où les cellules épidermiques se multiplient avec une activité bien moindre. Ce disque cellulaire s'accroît d'une manière centripète, réduisant de plus en plus la communication de la cavité du bourgeon avec celle de l'oozoïde, communication qui, finalement, disparaît. Le disque est alors complet et la cavité du bourgeon est séparée de celle de l'oozoïde. Le bourgeon est dès lors individualisé.

La prolifération des cellules épidermiques continuant, le disque de séparation s'épaissit, en même temps que l'on peut constater une certaine orientation dans les éléments qui le constituent. Il se forme un amas cellulaire occupant à peu près le centre du disque, dans lequel les cellules se disposent sur deux plans superposés : l'un, regardant la cavité générale de l'oozoïde, l'autre, tourné vers la

cavité du bourgeon et confondu dans la région centrale avec l'amas cellulaire qui fait saillie dans cette dernière cavité. Une membrane cuticulaire apparaît entre ces deux plans, se développe de la périphérie vers le centre, séparant le bourgeon de l'oozoïde, sauf en quelques points de la région centrale où s'établissent les pores de communication. Ainsi se forme la cloison squelettique interzoéciale, de part et d'autre de laquelle s'appuient les deux plans cellulaires qui complètent, l'un, la couche épidermique du bourgeon, l'autre, celle de l'oozoïde. La figure 5 (pl. V) représente de semblables dispositions observées sur la coupe longitudinale d'un bourgeon porté par un oozoïde de 48 heures. La cloison interzoéciale (*cl*) n'est pas encore complète et l'amas cellulaire se confond avec la portion centrale du plan supérieur du disque.

Mais, peu de temps après, le massif se sépare de l'épiderme basilaire du bourgeon et se montre pourvu d'une cavité centrale, autour de laquelle les cellules se disposent suivant deux couches : une couche interne limitant la cavité, et une couche externe limitant le massif (Pl. V, fig. 6, *rp*). A ce stade, le massif cellulaire ne diffère en rien de la double vésicule complète qui, dans le cystide, a donné par ses différenciations ultérieures le polypide de l'oozoïde ; c'est, en effet, le rudiment du polypide de l'oozoïde.

Une fois que le bourgeon est séparé de l'oozoïde par la cloison interzoéciale, sa forme devient de plus en plus allongée, et, pour parvenir à la structure du blastozoïde adulte, il subit à peu près toutes les transformations décrites pour le cystide.

L'épiderme ne conserve ses caractères palissadiques que dans la région terminale et passe insensiblement à l'épithélium pavimenteux, à limites cellulaires indistinctes, dans les autres parties. Il est revêtu d'une cuticule qui s'imprègne progressivement de calcaire, sauf dans la partie frontale où l'ectocyste, simplement cuticulaire, forme l'aréa membraneuse. Les épines sont en même nombre que dans le bryozoïde adulte et y sont distribuées d'une manière identique. Comme dans l'oozoïde, elles apparaissent sous forme d'évaginations tubulaires de l'épiderme, dont la cuticule limitante se calcifie fortement dans la suite du développement.

Le rudiment du polypide, qui a fait son apparition sous la forme massive, ne tarde pas à s'éloigner légèrement de la partie basale de la cavité du bourgeon, et cet éloignement s'accentue au fur et à mesure de l'allongement du bourgeon. Cependant, il est toujours

relié à la paroi interzoéciale par un certain nombre d'éléments mésenchymateux se disposant en une ou plusieurs séries longitudinales, qui donneront plus tard le tractus funiculaire central du polypide.

Quant aux éléments libres renfermés dans la cavité du bourgeon, tous ne sont pas utilisés dans la constitution du rudiment polypidien. Ils se différencient progressivement, s'unissent les uns aux autres par leurs prolongements, et, comme dans le cystide, ils entrent dans la constitution du tissu mésenchymateux.

§ 2. — Origine et développement des blastozoïdes terminaux autres que celui issu de l'oozoïde

Il résulte du mode même de bourgeonnement d'une colonie de *Bugula Sabatieri* que tous les blastozoïdes terminaux donnent naissance soit à un bourgeon, soit à deux bourgeons. Il y a lieu de considérer séparément ces deux cas.

1er Cas. — Lorsqu'un blastozoïde terminal ne produit qu'un seul bourgeon, celui-ci est toujours situé à l'extrémité supérieure du blastozoïde bourgeonnant, auquel il fait suite. Il est *apical*. Le mode de formation d'un semblable bourgeon est simple et diffère quelque peu de celui observé pour le premier blastozoïde.

Le polypide du blastozoïde terminal n'a pas encore atteint son développement complet, que le bourgeon s'individualise, et on peut souvent constater deux bryozoïdes successifs dans une extrémité de branche de la colonie, renfermant chacun un polypide en voie de développement.

Avant la formation du bourgeon, l'épiderme du bryozoïde terminal possède les mêmes caractères que celui du cystide et de l'oozoïde ; c'est-à-dire que dans la région terminale ou distale, il est formé d'éléments palissadiques se multipliant très activement, lesquels passent graduellement, vers la région inférieure ou proximale, à la forme pavimenteuse. Cet épithélium possède donc dans la région terminale la propriété d'accroître le nombre de ses éléments constitutifs, et par conséquent, de participer à l'allongement de la cavité du blastozoïde, en même temps que de fournir de nombreux éléments mésenchymateux à la cavité générale de ce blastozoïde. Ceux-ci se disposent les uns à côté des autres, perdent leurs

prolongements, et, comme pour le bourgeon de l'oozoïde, forment un disque cellulaire transversal, disposé obliquement de haut en bas et d'avant en arrière, divisant la cavité primitive du blastozoïde terminal en deux cavités secondaires : l'une inférieure, de beaucoup plus grande que l'autre, renfermant le polypide, deviendra la cavité générale du blastozoïde terminal ; l'autre supérieure est la cavité du bourgeon (Pl. I, fig. 9 et Pl. V, fig. 9). Par suite même de l'obliquité du disque de séparation, ces deux cavités sont situées de telle manière que la portion supérieure de la cavité générale du blastozoïde repose sur la portion inférieure de la cavité du bourgeon.

Je ne ferai qu'indiquer l'apparition de la membrane ectocystaire entre les deux plans, suivant lesquels les cellules du disque ne tardent pas à se disposer. Cette cloison interzoéciale (Pl. V, fig. 3, *cl*) a le même mode de formation que dans le bourgeon de l'oozoïde.

Le rudiment du polypide a encore ici pour origine le groupement des cellules mésenchymateuses donnant un massif cellulaire. Mais les relations que possède ce dernier avec l'épaississement cellulaire qui a donné le disque de séparation sont variables. Tantôt, comme c'est le cas dans la figure 7 (Pl. V), ce massif est réuni aux cellules épithéliales de la région dorso-inférieure du bourgeon ; tantôt aussi, comme le représente la figure 9 (Pl. V), il occupe le voisinage de la partie centrale de la cloison et a des relations identiques à celles déjà signalées dans le bourgeon de l'oozoïde. Cependant, quelle que soit la situation qu'il occupe, soit vis-à-vis de l'épithélium de la paroi interzoéciale, soit vis-à-vis de l'épithélium des parois latérales du bourgeon, on constate que le rudiment du polypide est toujours formé dans le bourgeon par le groupement d'éléments mésenchymateux issus de la prolifération épidermique en un massif cellulaire plein. Ce n'est que plus tard qu'une cavité se creuse à l'intérieur de ce massif, dont les cellules constitutives se disposent ultérieurement en deux couches (Pl. V, fig. 10, *rp*) ramenant le rudiment polypidien à la forme à double vésicule observée dans le cystide (Pl. V, fig. 3, *rp*).

2me Cas. — Le plus souvent, les deux bourgeons auxquels un blastozoïde terminal peut donner naissance, apparaissent successivement en des points différents de la portion supérieure du blastozoïde; mais dans quelques cas, beaucoup plus rares, les deux bour-

geons se forment simultanément et occupent des points symétriques à l'extrémité supérieure du blastozoïde.

Lorsque les deux bourgeons naissent successivement, l'un d'eux, le premier, est produit par une évagination de la paroi latérale interne (par rapport au rameau), et son développement ultérieur est analogue à celui du bourgeon du premier blastozoïde. Il conserve dans la suite sa situation latérale par rapport au blastozoïde dont il est issu, et mérite bien le nom de *bourgeon latéral*. Le second, au contraire, se forme comme le bourgeon unique précédent ; il occupe toujours l'extrémité supérieure du blastozoïde et mérite le nom de *bourgeon apical*.

Si les deux bourgeons naissent, au contraire, simultanément, ils sont primitivement confondus en un seul et se développent à la manière d'un bourgeon unique. Ce n'est que lorsque la cloison interzoéciale inféro-supérieure est formée, qu'un deuxième cloisonnement a lieu dans le sens sagittal, divisant la cavité du bourgeon primitif en deux cavités, celles des deux bourgeons secondaires. Dans ce cas, le rudiment de chacun des deux polypides, formé encore par les éléments issus de la prolifération de l'épiderme des parois latérales, existe avant la formation de la cloison sagittale (Pl. V, fig. 8).

3° Cas anormaux. — Enfin, il me reste à parler d'un mode de bourgeonnement un peu spécial, qui ne se produit que dans les blastozoïdes terminaux des colonies soumises pendant un certain temps à de mauvaises conditions d'existence et replacées ensuite dans les conditions normales. Si l'on place, par exemple, une colonie de *Bugula Sabatieri* dans un bocal renfermant de l'eau de mer, et qu'on l'abandonne ainsi pendant plusieurs jours sans avoir la précaution de renouveler cette eau, ou tout au moins de l'oxygéner, on constate, au bout d'un certain temps, que tous les polypides ont dégénéré. Mais, si les leucocytes présentent encore des signes de vie, si la colonie n'est pas morte par conséquent, et qu'on la transporte dans un bocal renfermant de l'eau de mer fraîchement oxygénée, on remarque au bout de deux ou trois jours que les blastozoïdes terminaux ont bourgeonné. De tels bourgeons, que je considère comme anormaux, se développent par une évagination des parois de l'extrémité supérieure des blastozoïdes à la façon du bourgeon issu de l'oozoïde. Ils sont beaucoup plus petits que les

bourgeons ordinaires des blastozoïdes terminaux et ont tous les caractères du bourgeon issu de l'oozoïde.

§ 3. — Bourgeonnement avicularien

Lorsque les bryozoïdes latéraux des rameaux d'une colonie ont atteint leur complet développement, il se produit sur la paroi latérale externe de ces bryozoïdes, une excroissance qui, par son développe-

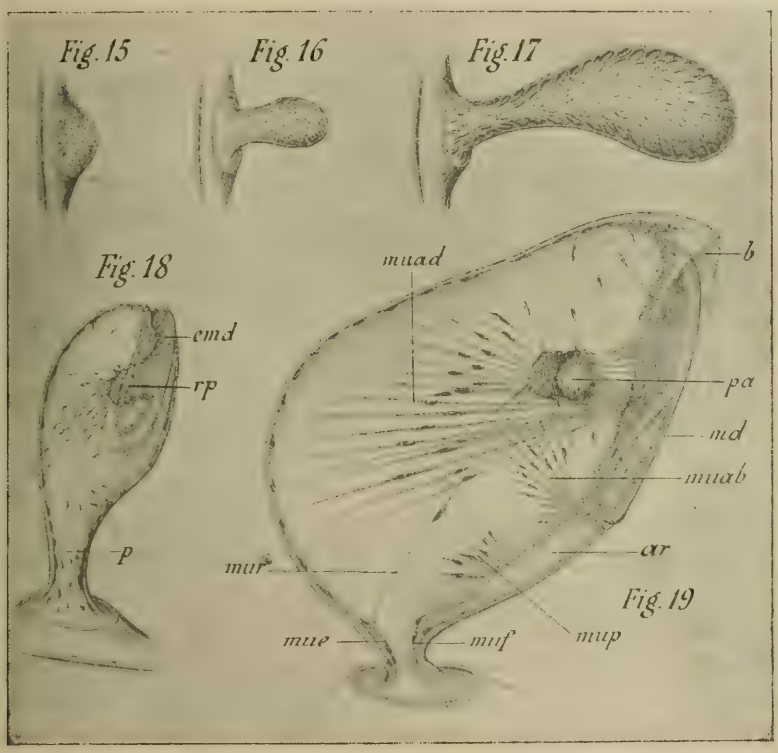


Fig. 15-19. — *Stades successifs du développement de l'aviculaire de* Bugula Sabatieri. — *emd*, épaississement mandibulaire : *rp*, organe cilié. — (Les autres indications ont la même signification que dans la figure 8, p. 50)

ment ultérieur, donne un aviculaire. Cette excroissance constitue le *bourgeon avicularien*.

Au stade le plus jeune, tel que celui représenté par la figure 15 du texte, le bourgeon avicularien se montre dans les coupes, sous la

forme d'une évagination des parois du bryozoïde, dont l'épiderme a perdu la structure pavimenteuse, et a repris la forme palissadique primitive, qu'il possédait dans le bourgeon blastozoïdal. Cette évagination va s'accentuant, grâce à la prolifération des cellules palissadiques qui contribuent à l'accroissement du bourgeon, en même temps qu'elles produisent des éléments mésenchymateux occupant la cavité de l'évagination. Le bourgeon se transforme ainsi en une vésicule légèrement renflée à son extrémité, rattachée au bryozoïde par une sorte de pédicule canaliculaire (fig. 16 du texte). Une fois que le bourgeon a atteint le stade représenté par la figure 17 (du texte), sa cavité se trouve séparée de celle du bryozoïde par la formation d'une cloison, dont le développement s'effectue aux dépens des éléments proliférés, comme pour les différentes cloisons interzoéciales déjà observées.

Le bourgeon avicularien est dès lors indépendant du bryozoïde qui le porte. Sa structure est celle d'un bourgeon blastozoïdal. Ses parois (Pl. III, fig. 1 et 2) sont formées par un épiderme cuticulé (*cp*), dont les éléments cylindriques de la partie renflée passent à la forme pavimenteuse que possède l'épithélium occupant la partie canaliculaire. Dans la cavité que limite l'épiderme, on voit de nombreux éléments mésenchymateux, sans cesse augmentés par la prolifération épithéliale ; quelques-uns de ces éléments se sont groupés de manière à constituer un massif cellulaire (*rp*) analogue au rudiment massif du polypide des bourgeons blastozoïdaux. En un mot, à ce stade, le bourgeon avicularien ne diffère en rien de ces derniers. Mais l'évolution ultérieure en est bien différente, au moins en ce qui concerne le développement du massif.

Et d'abord, l'épiderme ne conserve ses caractères palissadiques que dans la portion apicale du bourgeon avicularien, et sur une des faces de ce dernier, où il forme un épaississement en fer à cheval (fig. 18 du texte, *emd*) dont la courbure occupe l'extrémité du bourgeon, tandis que les deux branches occupent les côtés de cette face légèrement aplatie. La cuticule prend un développement de plus en plus marqué, au niveau de cet épaississement, se différenciant de manière à former la *mandibule* (Pl. III, fig. 3, *md*). Dans cette dernière figure, le massif cellulaire dans lequel la cavité centrale se dessinait déjà dans les figures 1 et 2 (Pl. III, *rp*), s'est maintenant différencié en une sorte de coupe (*pa*) dont les bords sont reliés à l'épiderme palissadique et dont les parois sont constituées par la

superposition de deux couches cellulaires à caractères différents. La couche interne, celle qui limite la cavité de la coupe, se colore plus vivement que la couche externe, périphérique, et les noyaux, disposés côte à côte et sur un même plan, lui donnent une allure épithéliale assez évidente. Dans la couche externe, les noyaux, peu colorés, sont distribués sans ordre apparent au sein d'un protoplasme commun dans lequel on ne distingue aucune limite cellulaire.

A la périphérie de ce corps cupuliforme (fig. 18 du texte, *rp*, et, Pl. III, fig. 3, *pa*), on voit de nombreuses cellules mésenchymateuses, quelques-unes très allongées et fibrillaires, qui formeront, pour la plupart, l'appareil musculaire de l'aviculaire.

Une des dernières phases du développement de l'aviculaire est représentée par la figure 19 (du texte). A ce stade, une dépression terminale s'effectue, entraînant l'épiderme dans la cavité aviculairienne, et séparant la mandibule, ventrale, de la partie terminale, dorsale, qui deviendra le *bec* (*b*). L'organe cupuliforme (*pa*) s'est éloigné quelque peu de l'épiderme qui l'a produit, mais il est toujours en continuité avec lui par ses bords amincis. Les éléments mésenchymateux et fusiformes qui entouraient cet organe constituent maintenant deux groupes latéraux de fibres musculaires (*muad*), les ébauches des *muscles adducteurs mandibulaires*. De même, dans la région moyenne et dans la partie post-mandibulaire de la cavité de l'aviculaire, se montrent deux groupes pairs de cellules fibrillaires, dont la nature musculaire n'est pas aussi différenciée que chez les précédentes. De ces deux groupes, l'un (*muab*), ayant une de ses extrémités insérée déjà sur le bord postérieur de la mandibule, donnera les *muscles abducteurs mandibulaires ;* l'autre (*mup*) formera les *muscles pariétaux*. Enfin, on peut encore constater dans le pédoncule de l'aviculaire, l'existence de trois ou quatre fibres qui constitueront les muscles moteurs propres de l'aviculaire, les unes (*mue*), le *muscle extenseur*, les autres (*muf*), le *muscle fléchisseur*.

Ces dispositions, bien voisines de celles de l'aviculaire adulte, n'ont qu'à s'accentuer encore davantage pour atteindre la structure de ce dernier et posséder leurs caractères définitifs.

§ 4. — Développement de l'ovicelle

L'étude du développement de l'ovicelle chez la *Bugula Sabatieri* montre que les deux vésicules, dont nous avons observé la présence dans la structure de l'ovicelle adulte, sont produites par le bourgeonnement de deux bryozoïdes voisins, appartenant à une même série longitudinale, l'un supérieur, l'autre inférieur.

Immédiatement après le développement complet du polypide dans un jeune blastozoïde, il apparaît au-dessus du bord supérieur, frontal, de ce dernier, un petit renflement vésiculaire (Pl. II, fig. 14, *vos*), auquel se joint bientôt après un second renflement (Pl. II, fig. 14, *voi*), moins important que le premier, et situé entre celui-ci et l'orifice zoécial du blastozoïde. Ces deux protubérances, distinctes entre elles, sont disposées l'une au-dessus de l'autre et en contact assez étroit. La protubérance supérieure (Pl. III, fig. 5, *vos*) donnera la *vésicule supérieure*, ou le *casque*, de l'ovicelle adulte ; la protubérance inférieure (Pl. III, fig. 5, *voi*) donnera au contraire la *vésicule inférieure*.

Aux stades jeunes du développement de l'ovicelle, les coupes longitudinales montrent que chacun des deux renflements ovicelliens est produit par une évagination des parois frontales du bryozoïde qui le porte. Le renflement inférieur (Pl. II, fig. 14, *voi*) est une dépendance du bryozoïde inférieur ; le renflement supérieur (Pl. II, fig. 14, *vos*) dépend du bryozoïde supérieur. La constitution des deux protubérances est à peu près la même, et leur forme, seule, est quelque peu différente. Elles sont formées par un épithélium cylindrique cuticulé, passant graduellement à la structure pavimenteuse de l'épiderme des bryozoïdes dont il dérive. Mais, tandis que le renflement supérieur (*vos*) est constitué par une vésicule légèrement étranglée à la base, le renflement inférieur (*voi*) communique, au contraire, grandement avec la cavité du bryozoïde inférieur. Le renflement supérieur a les caractères d'un bourgeon pédiculé ; le renflement inférieur n'est qu'une simple expansion des parois du bryozoïde, dans le voisinage du renflement supérieur.

Les deux protubérances ovicelliennes s'accroissent de plus en plus, la supérieure conservant toujours sa forme pédiculée (Pl. III, fig. 5, *vos*). Les éléments épithéliaux du renflement supérieur perdent progressivement leur forme cylindrique, qu'ils ne conservent

que dans la partie apicale, où ils se multiplient assez activement, de manière à augmenter la capacité de la cavité qu'ils limitent, en même temps qu'ils produisent quelques éléments mésenchymateux (*em*). Ceux-ci se portent au niveau de l'étranglement basilaire et y forment une cloison séparant la cavité du renflement de celle du bryozoïde. L'épithélium perd alors son pouvoir prolifique, et la protubérance ne s'accroît plus désormais que par l'aplatissement des cellules épithéliales qui, dans la vésicule ovicellienne définitive, possèdent tous les caractères pavimenteux (Pl. III, fig. 6, *vos*).

Le développement du renflement inférieur ne s'effectue pas parallèlement à celui du renflement supérieur, de telle manière que, dans l'ovicelle adulte, la vésicule inférieure (Pl. III, fig. 6, *voi*) est recouverte, au moins en partie, par la vésicule supérieure (*vos*). Son épithélium ne présente la forme palissadique qu'au voisinage du renflement supérieur, et, l'accroissement ne s'effectuant qu'en ce point, sa paroi refoule de plus en plus la paroi inférieure de la vésicule supérieure, dont elle se recouvre comme d'un casque. Lorsque le développement de la vésicule inférieure est complet, les cellules épithéliales cylindriques sont toutes devenues pavimenteuses. Mais, avant de parvenir à ce stade, ces éléments cylindriques ont produit de nombreux éléments mésenchymateux qui se sont groupés et différenciés, et ont constitué la musculature de la vésicule inférieure : *muscles dilatateurs de la cavité d'incubation* et *muscles rétracteurs de la paroi frontale*.

CHAPITRE VIII

DÉGÉNÉRESCENCE ET RÉGÉNÉRATION PSEUDOSTATOBLASTES

I. — Dégénérescence

L'observation microscopique d'un rameau d'une colonie de *Bugula Sabatieri* montre que les bryozoïdes les plus âgés ne possèdent pas tous un polypide adulte. Dans la plupart d'entre eux, on constate, avec l'absence du polypide, la présence d'une masse généralement colorée en rouge-brun, suspendue dans la cavité du bryozoïde par un certain nombre de tractus mésenchymateux (Pl. I, fig. 4, *cb*). Dans quelques autres, cependant, avec cette masse colorée, on remarque l'existence d'un jeune polypide en voie de développement, situé le plus souvent au contact de cette masse, ou tout au moins lui étant relié par une anastomose du tissu mésenchymateux. Les premiers renferment les produits de désorganisation du polypide absent, *dégénéré*, agglomérés et formant la masse colorée à laquelle on donne le nom de *corps brun*. Les seconds renferment, avec le corps brun, un nouveau polypide, le *polypide régénéré*, occupant la place du polypide qui a dégénéré.

C'est qu'en effet, lorsque le polypide d'un bryozoïde est parvenu au terme de son existence, — période correspondant à l'époque de la maturité des produits sexuels — on constate que ses mouvements d'extension sont de moins en moins fréquents et que, finalement, le polypide reste immobile. Si l'on observe patiemment un tel polypide, on ne tarde pas à remarquer qu'il rompt brusquement les attaches vaginales qui le fixent à l'orifice zoécial, pour se pelotonner en une masse dont la partie supérieure est occupée par les tentacules et l'œsophage, tandis que l'estomac en forme la partie inférieure, bien reconnaissable à la coloration rouge-brun qu'il possède. La

désorganisation fait alors son apparition : les différents éléments entrant dans la constitution de la gaine tentaculaire, des tentacules, du pharynx et de l'œsophage se désagrègent, pendant que l'estomac et le rectum se condensent graduellement en un massif dans lequel toute structure fait défaut (Pl. I, fig. 4, *cb*). Le revêtement péritonéal de l'estomac et du rectum ne suit pas la désorganisation des autres parties du polypide et continue à recouvrir ces organes dégénérés. Les leucocytes, devenus nombreux dans la cavité générale du bryozoïde, se portent dans la région de la partie supérieure du corps brun et se comportent comme de vrais phagocytes vis-à-vis des éléments désagrégés de la gaine tentaculaire, du pharynx et de l'œsophage. Ils englobent les produits de cette désagrégation et se répandent ensuite dans la cavité du bryozoïde où on peut, pendant quelque temps encore, les reconnaître à la coloration légèrement jaunâtre des éléments qu'ils ont phagocytés et qu'ils n'ont pas encore digérés (Pl. I, fig. 4, *l*, et Pl. III, fig. 12, *ph*). Quant aux éléments rouge-brun provenant de la dégénérescence des parois stomacales, quelques-uns d'entre eux, en bien petit nombre, sont phagocytés par les leucocytes ; mais la plupart entrent dans la constitution du corps brun, enserrés dans les mailles du tissu mésenchymateux qui, avec le revêtement péritonéal, forment bientôt une enveloppe assez dense et assez épaisse entourant le corps brun.

Les fibres musculaires composant le muscle grand rétracteur subissent elles-mêmes la dégénérescence. Elles se fragmentent en un certain nombre de bâtonnets prenant bientôt une forme arrondie. La substance contractile se rétracte sur elle-même, entourée par la couche de protoplasme périphérique. Les bâtonnets dans lesquels se trouvent les noyaux des fibres musculaires agissent de même ; ils se transforment en éléments arrondis, à substance contractile centrale et à noyau périphérique, entourés par une mince zone de protoplasme. Les fibres musculaires se décomposent donc en de nombreux *sarcolytes*, dont quelques-uns seulement, en même nombre que les fibres musculaires, sont nucléés. Dans les préparations colorées à l'hématoxyline et à l'éosine, ces sarcolytes nouvellement formés possèdent une coloration rose : la substance contractile est colorée en rose vif, tranchant sur la coloration rose-violacé que présente le protoplasme, tandis que le noyau est coloré en violet. Un peu plus tard et sous les mêmes réactifs, ils présentent

tous une coloration rose vif, à peu près uniforme, et dans quelques-uns seulement on retrouve un petit nombre de granulations réfringentes un peu plus colorées, représentant sans doute les restes chromatiques du noyau. Parvenus à cet état, ils ne diffèrent pas des *corpuscules de rebut* de la dégénérescence larvaire ; mais, contrairement à ceux-ci, ils n'entrent pas dans la constitution du corps brun.

Les leucocytes ayant rempli le rôle de phagocytes ne résistent pas à la fixation, et, comme dans leur état normal, leur membrane se rompt sous l'action des fixateurs, de manière qu'il m'a été impossible d'en suivre l'évolution ultérieure sur les coupes. Mais, sur le vivant, il m'a été permis de constater que la coloration légèrement verte qu'ils possèdent normalement est remplacée par une coloration homogène, jaune-verdâtre, après la digestion des parties phagocytées.

Dans les coupes, le corps brun se montre constitué par une enveloppe mésenchymateuse entourant un massif de granulations, d'autant moins colorées que le corps brun est plus anciennement formé, et de carapaces de Diatomées qui se trouvaient renfermées dans l'estomac ou le rectum du polypide, au moment de la dégénérescence.

Quant aux bandes musculaires pariéto-vaginales, elles m'ont paru partager la destinée de la gaine tentaculaire ; elles se rompent et entrent dans la constitution de la partie supérieure du corps brun. Il n'en est pas de même pour les fibres musculaires pariéto-diaphragmatiques, qui se résolvent en sarcolytes, tout comme les fibres du muscle grand rétracteur. En résumé, les produits de la dégénérescence du polypide subissent une évolution différente les unes des autres.

Les fibres musculaires proprement dites (muscles pariéto-diaphragmatiques et muscle grand rétracteur), sont transformées en sarcolytes qui restent dans la cavité générale sous la forme de corpuscules de rebut. Les éléments provenant de la désorganisation du polypide proprement dit, sont en partie phagocytés et digérés par les leucocytes vésiculaires, tandis qu'une autre partie, composée surtout par les éléments de l'épithélium stomacal et rectal, forme le corps brun, autour duquel le revêtement péritonéal constitue une enveloppe mésenchymateuse.

II. — Régénération

Le *polypide régénéré* se présente tout d'abord sous la forme massive que nous avons observée dans les bourgeons. Le rudiment polypidien est constitué par le groupement de cellules mésenchymateuses, issues de la prolifération du tissu mésenchymateux, soit dans le voisinage du corps brun, soit au contact même du corps brun et dans la partie supérieure de ce dernier.

Je n'insiste pas davantage à cet égard, devant avoir l'occasion d'y revenir dans la deuxième partie de ce Mémoire, à propos du polypide régénéré d'autres espèces.

III. — Pseudostatoblastes

On rencontre très fréquemment dans la cavité générale des bryozoïdes adultes, un, deux et quelquefois trois petits corps arrondis, suspendus aux cordons funiculaires ou bien au tissu mésenchymateux du revêtement cæcal du polypide (Pl. I, fig. 4, et Pl. III, fig. 18, *pst*), sur la valeur morphologique desquels je ne suis pas bien fixé. Par leurs relations, leur forme extérieure, et un peu aussi par leur structure, ils ressemblent aux *statoblastes* des Phylactolèmes, et ce n'est que pour indiquer cette ressemblance grossière que je leur donne le nom de *pseudostatoblastes*.

A l'état jeune, ces pseudostatoblastes sont constitués par un nombre de cellules de plus en plus grand, formant un massif autour du centre duquel elles s'irradient, au contact les unes des autres par leurs faces latérales. A ces stades primitifs, ils ressemblent à s'y méprendre à une grosse morule spermatoblastique de première génération. Plus tard, les cellules se multipliant encore, et les membranes latérales disparaissant complètement, ces corps comprennent une masse de protoplasme à la périphérie de laquelle les noyaux sont régulièrement disposés, le tout entouré par une fine membrane soulevée au niveau de ces derniers (Pl. III, fig. 18, *pst*). Mais, dans la masse protoplasmique, on observe une différenciation en une zone périphérique très dense, granuleuse et prenant bien les colo-

rants, et en une région centrale peu colorée dans les diverses teintures et à structure réticulée très lâche. A ce stade de développement, le pseudostatoblaste ne diffère du jeune statoblaste des Bryozoaires d'eau douce que par l'absence d'une enveloppe externe, la membrane ectodermique des auteurs : car la zone protoplasmique périphérique et les noyaux qu'elle renferme simulent bien la membrane ectodermique interne de ces mêmes statoblastes. Dans la suite du développement, les noyaux périphériques s'aplatissent de plus en plus à la surface de la masse protoplasmique et disparaissent complètement, par régression, sans doute. Le protoplasme perd lui-même la structure réticulée et se transforme en une substance finement granuleuse, rappelant de très près les globules de dégénérescence des organes larvaires. Le pseudostatoblaste se trouve donc transformé en une masse granuleuse, entourée d'une fine membrane par laquelle il reste suspendu au tissu mésenchymateux (Pl. II, fig. 4, *pst*) ; il a *dégénéré*.

C'est sous cette forme que l'on observe les pseudostatoblastes dans les bryozoïdes les plus anciens de la colonie. Ils conservent toujours cette structure et n'abandonnent jamais la cavité générale du bryozoïde, où leur développement a eu lieu et dans laquelle s'est effectuée leur évolution rétrograde, leur dégénérescence.

CHAPITRE IX

DÉVELOPPEMENT DU POLYPIDE

Nous avons déjà vu qu'à l'exception du polypide de l'oozoïde, tous les autres polypides d'une colonie de *Bugula Sabatieri* tirent leur origine d'un massif cellulaire, issu lui-même du groupement d'un certain nombre d'éléments mésenchymateux provenant de la prolifération, soit de l'épiderme, pour le polypide du bourgeon, soit du tissu mésenchymateux, pour le polypide régénéré. Ce groupement cellulaire, qui constitue la première phase du développement du polypide, recevra le nom de *stade massif.*

Le stade massif est de courte durée. Le massif cellulaire n'est pas encore complet, et des éléments mésenchymateux l'accroissent encore par leur union à ceux déjà associés, que, dans la région centrale du massif, s'opère un écartement cellulaire (Pl. V, fig. 9 *rp*) produisant une cavité. C'est le *stade creux.*

Mal délimitée tout d'abord, la cavité centrale ne tarde pas à prendre une forme ovoïde, allongée, bien définie. Les éléments qui l'entourent se disposent en une couche régulière, limitante. Mais cette orientation des éléments ne s'effectue pas à la fois dans toute l'épaisseur du massif ; les cellules périphériques conservent pendant quelque temps encore leur distribution irrégulière, ce qui donne au rudiment polypidien l'aspect d'une vésicule à double paroi (Pl. V, fig. 10, *rp*). C'est le *stade de la double vésicule.*

A partir de ce dernier stade, le développement ultérieur du polypide, qu'il appartienne au cystide, au bourgeon, ou bien au blastozoïde dont le polypide a dégénéré, s'effectue dans des conditions toujours semblables. La formation des différents organes, les phénomènes de différenciation qui l'accompagnent, se produisent toujours dans le même ordre et avec les mêmes processus.

Les deux couches du rudiment polypidien se délimitent de plus en plus l'une de l'autre, et la couche externe acquiert une disposi-

tion de plus en plus régulière de ses éléments. Les noyaux y sont encore distribués, cependant, sur deux ou trois plans, au sein d'une masse de protoplasme dans laquelle on ne distingue aucune limite cellulaire. Chacune de ces deux couches a un caractère essentiellement embryonnaire, et ce n'est que plus tard qu'elles acquièrent, au moins la couche interne, une structure épithéliale nettement définie quoique simple.

Le stade de la double vésicule atteint, le polypide a une forme assez régulièrement ovoïde, à grand axe longitudinal, et chacune des parois vésiculaires présente à peu près la même épaisseur sur toute son étendue.

La première modification qui survient consiste dans l'élargissement frontal du rudiment du polypide et dans le rétrécissement de plus en plus prononcé d'une partie de la moitié supérieure dorsale. La figure 11 (Pl. V) représente la coupe transversale d'un jeune polypide, dans lequel cette différenciation commence de s'accuser. Elle est plus manifeste dans la figure 12 (Pl. V), où, par suite d'un rapprochement graduel, les faces latérales de la vésicule interne sont arrivées au contact l'une de l'autre, et se sont même soudées entre elles, de manière à diviser la cavité vésiculaire primitive en deux cavités secondaires, l'une frontale (*ph*), l'autre dorsale (*i*). Mais ce rétrécissement, qui ne s'effectue d'ailleurs que sur la moitié supérieure de la vésicule, ne se produit pas sans doute dans tous les points avec la même intensité. Il s'opère sous la forme d'un pincement latéral dont l'intensité, maximum au milieu de la longueur de la vésicule, où l'étranglement est complet, va décroissant de plus en plus en se rapprochant de l'extrémité supérieure de la vésicule, où elle devient nulle avant même de l'atteindre, de telle façon que les deux cavités restent en communication à ce dernier niveau. Il s'est donc formé aux dépens de la double vésicule primitive, un diverticule en cæcum, dorsal et longitudinal à la fois, communiquant par son extrémité supérieure avec la cavité frontale élargie. Par son évolution ultérieure, ce diverticule donnant le rectum et les différentes parties de l'estomac, je le désignerai sous le nom de *diverticule intestinal*, et je donnerai à cette phase du développement du polypide le nom de *stade à diverticule intestinal*.

Pendant la formation du diverticule intestinal, l'élargissement frontal du rudiment s'est accentué à son tour, et les deux couches se sont singulièrement amincies dans cette région. Les coupes

transversales représentées par les figures 11 à 13 (Pl. V) indiquent la diminution graduelle de l'épaisseur de ces deux couches qui, dans la figure 13, possèdent déjà un caractère membraneux suffisant pour permettre de distinguer cette partie du reste des parois de la cavité frontale, et reconnaître la portion des parois de la double vésicule qui donnera la *gaine tentaculaire*. En même temps aussi, et à la base de la future gaine tentaculaire, il s'est produit un certain nombre de petits mamelons faisant saillie vers l'intérieur de la cavité frontale. Ces saillies, qui représentent les ébauches des *tentacules*, subdivisent la cavité frontale en deux régions superposées, séparées par le plan d'insertion des tentacules ou *lophophore :* l'une, supérieure, deviendra la cavité de la gaine tentaculaire ; l'autre, inférieure, formera la *cavité pharyngo-œsophagienne* (Pl. V, fig. 12 et 13, *ph*).

Ainsi apparaissent, presque simultanément, les ébauches des différentes parties du polypide, à la constitution desquelles les deux couches du rudiment polypidien prennent part. Chacune de ces ébauches va se développant, jusqu'à ce qu'elle parvienne à la structure définitive.

Les tentacules perdent leur aspect de simple massif ; ils deviennent cylindriques et forment autant d'appendices insérés perpendiculairement sur le plan du lophophore, autour duquel ils sont disposés. Le diverticule intestinal s'accroît en longueur, dépasse même le niveau inférieur de la cavité pharyngo-œsophagienne, contre laquelle il est toujours situé, mais sans communiquer encore avec elle. Son extrémité supérieure se rétrécit, et sa cavité ne s'ouvre plus dans celle de la gaine tentaculaire que par un petit orifice qui formera plus tard l'*anus*. De même, un léger étranglement se produit un peu au-dessous de cet orifice, indiquant une subdivision de sa cavité en une partie rectale, supérieure, et en une partie stomacale, inférieure. La gaine tentaculaire, insérée tout autour du lophophore, prend une forme conique et, par son sommet adhérent aux parois du bryozoïde, suspend tout le polypide dans la cavité de ce dernier.

Quelques-uns des polypides représentés dans les figures 2 et 9 (Pl. I) et ceux de la figure 12 (du texte) et de la figure 17 (Pl. V) montrent ces différentes modifications morphologiques.

Mais, tandis que ces modifications s'opèrent dans le polypide, il apparaît dans la couche externe du rudiment du lophophore, et à la

base même de chacun des tentacules, une petite cavité formée par simple écartement des éléments cellulaires de cette couche (Pl. V, fig. 13, *cc*). Il existe tout d'abord autant de cavités distinctes que de tentacules, et ce n'est que par la continuation du processus que les cavités primitives se mettent en communication entre elles à travers les espaces intertentaculaires, en même temps qu'elles s'étendent dans le massif central des tentacules. Ces cavités, primitivement distinctes, sont donc le départ de la formation du *canal circulaire* et des *canaux tentaculaires*.

Le canal circulaire et les canaux tentaculaires ne sont pas encore complètement formés, que tout l'ensemble du polypide suspendu par la gaine tentaculaire effectue, autour de l'axe transversal du lophophore, une rotation de 90°. Celle-ci a pour effet d'amener ce dernier sur un plan transversal, de manière que les tentacules occupent une direction longitudinale, tandis que le diverticule intestinal prend une situation oblique, sinon complètement transversale.

La figure 16 (Pl. V) montre la coupe longitudinale d'un jeune polypide ayant exécuté cette rotation. Cette figure, bien qu'appartenant à un polypide d'un développement plus avancé que ceux dont les figures 13 et 15 (Pl. V) représentent des coupes transversales, ne présente pas encore l'ébauche du canal circulaire qui est cependant très distinct dans ces dernières. De même, elle montre que la cavité pharyngo-œsophagienne ne communique pas encore avec la cavité stomacale, tandis que dans la figure 15 cette communication existe déjà. Il résulte donc de ces observations que l'on ne saurait établir une règle fixe dans l'ordre d'apparition des organes, pas plus, d'ailleurs, que dans la succession des différenciations.

Cette même figure, la figure 16 (Pl. V), est encore intéressante à beaucoup d'autres égards. Et d'abord, à la base du tentacule voisin du rectum et du côté interne, l'on voit une invagination de l'épithélium externe du lophophore (*egn*), qui, dans une phase ultérieure, s'individualise par étranglement et forme le massif cellulaire du *ganglion nerveux* (Pl. II, fig. 1, *gn*). De plus, la cavité pharyngo-œsophagienne montre une portion supérieure rétrécie, la cavité pharyngienne, et une portion inférieure, la cavité œsophagienne, qui se prolonge sous la forme d'un diverticule jusqu'au contact de l'évagination produite à ce même niveau par les parois du diverticule intestinal, laquelle donnera ultérieurement la portion stomacale cardiaque (Pl. II, fig. 1, *ca*). Ces deux vésicules, soudées déjà

entre elles aux points de contact, s'accroissent encore dans les stades ultérieurs, de manière que l'évagination œsophagienne repousse l'évagination cardiaque primitive et l'oblige à s'invaginer dans sa cavité propre. Mais les parois deviennent de plus en plus minces au sommet des deux évaginations, où elles ne tardent pas à se rompre, formant ainsi l'orifice qui met en communication la cavité œsophagienne avec la portion cardiaque de l'estomac. Le tube digestif est dès lors complet. L'épithélium limitant intérieurement la cavité digestive n'aura plus désormais qu'à se différencier, donnant à chacune des parties de cette dernière les caractères qu'elles possèdent dans le polypide adulte. La figure 1 (Pl. II) montre l'acheminement vers cette structure définitive.

On peut encore voir dans la figure 16 (Pl. V), du côté du diverticule intestinal, reposant sur l'épithélium de la cavité œsophagienne et se continuant sur celui de la cavité pharyngienne, une couche d'éléments (*mupœ*) appartenant au revêtement externe du polypide; ces éléments représentent la section transversale des fibres musculaires péri-œsophagiennes et péri-pharyngiennes en voie de différenciation. Enfin, cette coupe longitudinale montre aussi la disposition épithéliale acquise par les différents éléments dérivés des deux vésicules du rudiment polypidien, exception faite cependant, de la partie massive, axiale, des tentacules dans laquelle cette disposition ne se montre qu'après l'apparition du canal tentaculaire (Pl. II, fig. 1).

Les tentacules, en effet, offrent d'abord une structure massive (Pl. V, fig. 12-16, *t*), dans laquelle la cavité limitée par l'épithélium tentaculaire externe est complètement occupée par les cellules dérivées de la vésicule externe du rudiment. Mais, par l'accroissement de cette dernière cavité, non accompagné d'un accroissement semblable de ces dernières, celles-ci s'allongent de plus en plus, déterminant un certain nombre de vides (Pl. II, fig. 1-3) qui représentent la cavité tentaculaire. Finalement, ces éléments profonds (*ms*) s'écartent de plus en plus les uns des autres, deviennent pariétaux et forment un revêtement continu, mince, à la cavité tentaculaire (*eti*), en même temps qu'ils tapissent l'épithélium tentaculaire externe (Pl. II, fig. 15, *ete*) ; ils constituent l'épithélium tentaculaire interne.

Parvenu au stade dont la figure 11 (Pl. II) représente une coupe longitudinale, le polypide possède presque sa structure définitive

L'épithélium tentaculaire externe et l'épithélium pharyngien sont pourvus de leurs cils vibratiles. L'épithélium œsophagien, bien que les membranes cellulaires latérales ne présentent pas encore les épaississements de renforcement qu'elles possèdent dans l'œsophage de l'adulte, offre déjà la plus grande partie des caractères de ce dernier. La région pylorique est nettement différenciée, séparant l'estomac du rectum. Dans ces derniers, les cellules épithéliales ont un bord périphérique arrondi et montrent une tendance bien manifeste vers la différenciation glandulaire. Le ganglion nerveux est définitivement constitué, et le canal circulaire dans lequel il est logé est pourvu de ses fibres musculaires transversales qui se sont développées aux dépens des cellules du revêtement externe, entrant dans l'épaississement du lophophore.

Pendant que ces diverses parties se sont successivement différenciées, la gaine tentaculaire s'est développée à son tour et le polypide a acquis sa musculature propre. Mais, si dans l'étude du développement, on parvient à de bons résultats par l'examen des coupes longitudinales ou transversales, ce mode d'observation devient insuffisant quand il s'agit du développement de la gaine tentaculaire ou de celui du muscle grand rétracteur ; ces derniers nécessitent l'usage des observations sur le vivant, ou sur les préparations fixées et colorées en masse.

Le cône membraneux de la gaine tentaculaire, suspendu par son sommet aux parois du bryozoïde, à l'aide d'un tractus d'éléments libres de la cavité générale de ce dernier, va augmentant ses dimensions et, plus spécialement, ses dimensions en longueur. A un certain moment de cet accroissement, le polypide ayant en partie différencié son œsophage, mais celui-ci ne communiquant pas encore avec l'estomac, les cellules mésenchymateuses de la cavité générale du bryozoïde contractent des adhérences avec le revêtement externe de la gaine tentaculaire ; elles forment finalement huit tractus s'insérant par leur extrémité distale sur les parois latérales, dorsale et frontale du bryozoïde, au nombre de deux pour chacune de ces parois. Ceux-ci tendent la gaine à leurs points d'insertion et lui font prendre à ce niveau un contour hexagonal ; ils forment les *bandes musculaires pariéto-vaginales*.

De même, le sommet du cône de la gaine tentaculaire, toujours entraîné par le tractus qui la suspend aux parois zoéciales et qui se raccourcit de plus en plus, arrive bientôt au contact de ces dernières.

Les cellules mésenchymateuses qui constituaient ce tractus, se sont écartées les unes des autres, se sont étalées tout autour du sommet de la gaine tentaculaire et contre les parois zoéciales, de manière à former deux groupes latéraux pairs, s'insérant distalement sur les parois latérales du bryozoïde. Ces quatre faisceaux donnent, par leur différenciation ultérieure, les *muscles pariéto-diaphragmatiques*. Sous l'action de ces derniers, le sommet de la gaine tentaculaire se transforme en une surface quadrilatérale qui adhère à l'endocyste pariétal ; en outre, leur action détermine dans le revêtement externe de cette surface, une orientation légèrement concentrique des éléments qui le constituent et aux dépens desquels se développent les *fibres musculaires circulaires du diaphragme*.

A ce stade du développement de la gaine, le polypide présente son organisation définitive. Les muscles pariétaux et les muscles propres du polypide entrent alternativement en jeu. Le polyde exécute des mouvements assez violents d'extension et de rétraction, occasionnant une dépression de la paroi zoéciale frontale, au point où la gaine tentaculaire adhère à cette dernière. Ces mouvements, devenant de plus en plus fréquents, occasionnent finalement la rupture de l'endocyste et de la gaine au centre même de leur surface d'adhésion. Ainsi se forme l'*orifice diaphragmatique*. Une fois cet orifice percé, le polypide reste immobile pendant deux ou trois minutes, et ce n'est qu'après avoir pris ce repos qu'il se dévagine à l'extérieur.

CHAPITRE X

SYSTÈME NERVEUX

Suivant l'exemple de quelques auteurs, j'ai désigné (p. 39 et 40), sous le nom de *ganglion nerveux*, un massif cellulaire, ovoïde, renfermé dans le canal circulaire du polypide, sur le côté dorsal ou anal de ce dernier. De même, avec quelques-uns de mes devanciers, j'ai appelé du nom de *nerfs péri-pharyngiens*, les deux cordons cellulaires qui entourent partiellement le pharynx, et qui paraissent continuer latéralement le ganglion nerveux. Mais il n'est pas sans intérêt de se demander si les dénominations de ces organes sont bien justifiées, et si le ganglion nerveux et les nerfs péri-pharyngiens répondent, soit par leur structure, soit par leurs réactions, aux conditions que l'on trouve généralement réalisées dans les appareils nerveux.

Au point de vue anatomique, ces organes possèdent, chez la *Bugula Sabatieri*, une structure très peu différenciée, quasi-embryonnaire, ne présentant aucun des caractères histologiques pouvant servir d'indication dans la détermination des éléments de nature nerveuse. Des noyaux cellulaires, baignant au sein d'un protoplasme commun, peu colorés dans la masse ganglionnaire (Pl. II, fig. 8 et 13, *gn*), assez fortement teintés dans les cordons latéraux (Pl. II, fig. 8, *np*), quels que soient les colorants employés, telle est la structure, très simple, qu'offrent les parties constitutives de ce prétendu système nerveux.

Les *colorations par immersion au bleu de méthylène* [1] et les *imprégnations* faites suivant la *méthode rapide de* Golgi [2] ne

---

[1] V. **Bolles Lee** et **Henneguy**. Traité des méth. techniques de l'An. microsc., 1896, p. 145 et suiv.

[2] *Id.*, *ibid.*, p. 387

m'ont donné, malgré de très nombreux essais, aucune des différenciations nerveuses auxquelles on parvient par l'usage de ces procédés.

Ainsi donc, la structure de ces prétendus organes nerveux et la manière dont ils se comportent vis-à-vis du bleu de méthylène et du nitrate d'argent, dans la méthode de Golgi, n'apportent que des résultats négatifs dans la démonstration de la nature nerveuse de ces parties du polypide.

Doit-on, cependant, leur refuser cette nature nerveuse ?

Par son mode de développement et par la situation qu'il occupe dans le lophophore, entre l'orifice buccal et l'orifice anal, le massif cellulaire ovoïde, renfermé dans le canal circulaire du polypide, chez la *Bugula Sabatieri*, doit être considéré comme l'homologue du ganglion nerveux cérébroïde des Phylactolèmes et aussi des Entoproctes. De même, les cordons cellulaires péri-pharyngiens doivent être regardés comme les représentants des troncs nerveux des branches tentaculifères du lophophore des Phylactolèmes. Or, dans les Phylactolèmes, comme dans les Ectoproctes, il a été décrit un système nerveux périphérique en relation avec ces organes nerveux centraux, par des connectifs fibrillo-cellulaires.

La conclusion qui s'impose est donc que le ganglion nerveux et les nerfs péri-pharyngiens du polypide dans la *Bugula Sabatieri* sont bien des organes nerveux, mais à un stade jeune de différenciation. Les connectifs reliant ces organes centraux aux parties périphériques ne sont pas développés.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE COMPARÉE
DES *BRYOZOAIRES ECTOPROCTES* MARINS

CHAPITRE PREMIER

NOMENCLATURE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Les différents Bryozoaires dont l'étude comparée fait l'objet de la seconde partie de ce travail, appartiennent tous à l'ordre des Gymnolèmes (*Gymnolœmata*, Allman), de la sous-classe des Ectoproctes (*Ectoprocta*, Nitsche). Ils se rangent dans chacune des trois subdivisions que renferme cet ordre, et s'y distribuent d'après la nomenclature suivante [1] :

1° **Sous-ordre.** — Chéilostomes (*Cheilostomata*, Busk)

1. *Aetea anguina*, Linné.
2. *Eucratea Lafontii*, Savigny.
3. *Scrupocellaria reptans*, Linné.
4. — *scruposa*, Linné.
5. *Caberea Boryi*, Audouin.
6. *Bugula Sabatieri*, L. Calvet.
7. — *avicularia*, Linné.
8. *Bugula turbinata*, Alder.
9. — *calathus*. Norman.
10. — *neritina*, Linné.
11. *Cellaria salicornioïdes*, Lamouroux
12. — *fistulosa*, Linné.
13. *Tubucellaria opuntioïdes*. Pallas.
14. *Flustra securifrons*, Pallas.

---

[1] J'ai suivi dans le rapprochement de ces espèces, la classification adoptée par **Hincks** (80) laquelle, bien qu'ayant été l'objet de nombreuses critiques, est encore celle où les caractères sont le mieux subordonnés.

15. *Membranipora pilosa*. Linné.
16. — *Rosselii*, Audouin.
17. *Membranipora Flemingii*, Busk.
18. *Microporella ciliata*, Pallas.
19. — *Malusii*, Audouin.
20. — *Heckeli*, Reuss.
21. *Chorizopora Brongnartii*, Audouin.
22. *Schizoporella auriculata*, Hassall.
23. — *unicornis*, Johnston.
24. *Schizoporella linearis*, Hassall.
25. — *sanguinea*, Norman.
26. *Lepralia Pallasiana*, Moll.
27. — *pertusa*, Esper.
28. — *foliacea*, Solander.
29. *Umbonula verrucosa*, Esper.
30. *Retepora cellulosa*, Smitt.
31. *Cellepora avicularis*, Hincks.
32. — *pumicosa*, Linné.

II° **Sous-ordre**. — Cténostomes (*Ctenostomata*, Busk)

33. *Alcyonidium cellarioïdes*, L. Calvet.
34. *Flustrella hispida*, Fabricius.
35. *Pherusa tubulosa*, Lamouroux.
36. *Vesicularia spinosa*, Linné.
37. *Amathia lendigera*, Linné.
38. — *semi convoluta*, Lamouroux.
39. *Bowerbankia pustulosa*, Solander.
40. *Cylindrœcium dilatatum*, Hincks.

III° **Sous-ordre**. — Cyclostomes (*Cyclostomata*, Busk)

41. *Crisia denticulata*, M. Edwards.
42. *Tubulipora flabellaris*, Fabricius.
43. *Lichenopora hispida*, Fleming.
44. *Diastopora suborbicularis*, Hincks.

A l'exception de *Flustrella hispida* (1) et de *Vesicularia spinosa* (2), ces diverses espèces appartiennent à la région marine de Cette (3). La faune bryozoologique de cette localité, une des plus riches des côtes françaises, ne m'a pas fourni moins de cent trois espèces. Mais, si je n'ai étudié qu'une faible moitié d'entre elles, c'est que toutes ne se récoltent pas avec la même facilité, quelques-unes sont même très rares, et il n'est pas toujours aisé d'effectuer des dragages ou des pêches spéciales avec des crédits le plus souvent trop

(1) Je dois à la bienveillance de M. le Professeur Giard d'avoir pu faire quelques observations sur la *Flustrella hispida*, dont plusieurs belles colonies m'ont été adressées du laboratoire de zoologie maritime de Wimereux.

(2) Mes recherches sur la *Vesicularia spinosa* ont été faites sur des échantillons de la collection des Bryozoaires récoltés dans les campagnes scientifiques de l'*Hirondelle* et de la *Princesse-Alice*, dont S. A. S. le Prince de Monaco a bien voulu me confier l'étude.

(3) J'avais préparé, en 1896, une étude systématique (avec tableaux dichotomiques de détermination) des Bryozoaires marins de la région de Cette accompagnée d'un atlas de quatre-vingt-cinq planches où ces différentes espèces avaient été figurées. Ces deux travaux, simplement manuscrits, ont disparu dans l'incendie de l'Exposition de Montpellier.

restreints. Toutefois, il existe, parmi les types observés, une assez grande variété spécifique et générique, pour que les résultats auxquels je serai conduit par cette étude soient empreints d'un caractère suffisamment grand de généralité.

La *Bugula Sabatieri* et l'*Alcyonidium cellarioïdes* m'ont paru constituer deux espèces nouvelles. La première se trouve longuement décrite dans les pages précédentes, et je vais indiquer succinctement les quelques particularités systématiques que présente la seconde.

Zoécies hexagonales, plus ou moins régulièrement disposées en quinconce, à parois gélatinoïdes, blanches et transparentes, étroitement unies entre elles. Limites interzoéciales frontales nettement distinctes. Paroi frontale, lisse, formant, dans le voisinage de son extrémité distale, une saillie tubuleuse portant l'orifice zoécial. Bryarium adhérent au substratum.

Bryozoïdes hermaphrodites, possédant en même temps des œufs et des spermatozoïdes, à polypide pourvu de vingt tentacules et d'un organe intertentaculaire, au moment de la ponte.

Tels sont les principaux caractères de l'*Alcyonidium cellarioïdes,* très fréquent sur les rameaux de *Cellaria salicornioïdes* et *C. fistulosa,* autour desquels la colonie forme une sorte de manchon charnu. Par le nombre de ses tentacules, cette espèce se distingue de toutes les autres, où on n'a jamais signalé plus de dix-huit tentacules, sauf de l'*Alcyonidium polyoum*, Hassall, qui possède aussi vingt tentacules, mais dont elle diffère à d'autres égards.

CHAPITRE II

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA MORPHOLOGIE EXTERNE DES *ECTOPROCTES* MARINS

§ 1. — Organisation coloniale. — Caractères du bryarium

Tous les Bryozoaires possèdent la faculté de se multiplier par voie de bourgeonnement. Dans le groupe des Ectoproctes, les nouveaux individus ne se séparant dans aucun cas de l'organisme producteur, il en résulte la formation de colonies dont l'organisation est sous l'étroite dépendance du mode même de bourgeonnement. Les différents membres d'une colonie, ou *bryarium*, dérivent donc, par blastogenèse, d'un *bryozoïde* préexistant, soit de l'*oozoïde* en lequel la larve s'est transformée, soit des *blastozoïdes* auxquels ce dernier a servi de point de départ.

Tel n'est pas le cas, semble-t-il, dans quelques espèces du sous-ordre des cténostomes (*Amathia*, *Vesicularia*, *Bowerbankia*, etc.), où l'oozoïde ne donne pas naissance à un individu partageant tous ses caractères, mais à un blastozoïde modifié, dépourvu de polypide, à un *stolon*, ainsi qu'on le désigne, qui, lui, produit, de distance en distance, les bourgeons blastozoïdaux. Le stolon est une formation tubulaire, rampant à la surface des corps sous-marins (*Bowerbankia pustulosa*, *Cylindræcium*, etc.), ou dressée et n'adhérant au substratum que par les fibres radiciformes qu'elle émet dans sa portion inférieure (*Amathia*, *Vesicularia*, etc.), se ramifiant toujours plus ou moins abondamment, et donnant quelquefois à la colonie un aspect arborescent très remarquable (*Mimosella gracilis*, Hincks. La manière dont les blastozoïdes se groupent sur les rameaux du stolon est variable, et les caractères systématiques qu'elle fournit sont fort employés dans la détermination de ces espèces qui constituent la tribu des Stolonifères (*Stolonifera*, Ehlers).

Lorsque les blastozoïdes tirent leur origine d'un bryozoïde nor-

mal, ainsi que cela a lieu chez les Chéilostomes, les Cyclostomes et les Cténostomes de la tribu des ***Halcyonellea,*** Ehrenberg, chaque membre de la colonie peut produire, suivant le cas, un ou plusieurs bourgeons. Il n'existe pas d'espèce, au moins jusqu'à ce jour, dans laquelle tous les bryozoïdes, sans exception, ne donneraient naissance qu'à un seul bourgeon, de manière à former une colonie *linéaire* ou *unisériée, simple.* On trouve toujours, en effet, dans un même bryarium, un certain nombre d'individus pourvus de deux ou trois bourgeons qui, par leur développement ultérieur, font perdre à la colonie sa simplicité primitive. Les blastozoïdes peuvent rester distincts les uns des autres et seulement reliés entre eux dans la région où s'est effectué le bourgeonnement ; ils peuvent aussi contracter des relations de dépendance beaucoup plus étroites, les faces voisines se mettant en contact et devenant coalescentes : dans le premier cas, la colonie est dite *unisériée* et *ramifiée* (*Aetea, Eucratea*, etc.) ; dans le second, elle est dite, au contraire, *plurisériée,* cas de beaucoup le plus fréquent. Avec un semblable mode de bourgeonnement, les bryozoïdes peuvent être situés du même côté d'un plan (*Bugula, Scrupocellaria, Caberea, Schizoporella unicornis, Lepralia Pallasiana, Alcyonidium cellarioïdes, Pherusa, Flustrella, Crisia, Diastopora*, etc.), ou des deux côtés d'un même plan, dos à dos (*Lepralia foliacea, Flustra securifrons*, etc.), ou bien encore, autour d'un axe imaginaire (*Cellaria, Tubucellaria cereoïdes*, etc.). De même, la colonie plurisériée peut être *simple* ou *ramifiée.* Elle est *simple,* quand tous les blastozoïdes s'unissent entre eux par leurs faces latérales rapprochées; elle adhère le plus souvent au substratum où elle constitue une expansion à contour variable, dont les dimensions sont d'autant plus grandes que la colonie est plus âgée (*Microporella Malusii, Schizoporella auriculata, S. unicornis, Lepralia Pallasiana, Alcyonidium cellarioïdes,* etc.). Mais, généralement, un certain nombre de blastozoïdes restent distincts entre eux, au moins par une de leurs faces latérales ; ils continuent la colonie, mais lui donnent une forme découpée qui, par la répétition du phénomène, passe à la forme *ramifiée.* Les bryariums ramifiés ont, pour la plupart, un port dressé ; ils sont fixés aux corps sous-marins, soit par des fibres radiciformes (*Bugula, Scrupocellaria, Caberea, Cellaria*, etc.), soit par une sorte de support adhésif, encroûtant, formé par les premiers bryozoïdes (*Retepora, Smittia Kœhleri, Palmicellaria Skenei*, etc.).

Quelle que soit la manière d'être de la colonie, unisériée ou plurisériée, simple ou ramifiée, tous les bryozoïdes qui la constituent sont pourvus d'un squelette tégumentaire qui, par sa continuité d'un individu à l'autre, forme le *squelette colonial*. Celui-ci, toujours simplement cuticulaire dans le bourgeon, est plus ou moins imprégné de chitine (*Bowerbankia*, *Amathia*, etc.) ou de calcaire (Cyclostomes et la plupart des Chéilostomes) chez l'adulte.

Chez les espèces calcifiées, dressées et ramifiées, il n'est pas rare de constater dans le squelette colonial, l'existence de portions cornées, distribuées de distance en distance, formant autant d'articulations, grâce auxquelles les rameaux de la colonie jouissent d'une certaine flexibilité les uns sur les autres. Ces colonies sont dites *articulées*, et l'on donne indistinctement les noms d'*entre-nœud* ou de *segment* à chacune des parties du bryarium comprises entre deux articulations. De semblables dispositions ne se rencontrent que dans les espèces à squelette insuffisamment calcifié, et dont les rameaux grêles seraient constamment brisés par l'action des vagues (*Eucratea*, *Scrupocellaria*, *Caberea*, *Cellaria*, *Crisia*, etc.). Les articulations cornées peuvent exister ou faire défaut dans la même espèce, suivant les conditions de l'habitat. La *Caberea Boryi* est un exemple frappant de cette adaptation. **Busk** [1] signale, en effet, la présence de segments ou entre-nœuds dans le genre *Caberea* ; or, tous les échantillons que j'ai récoltés dans la région de Cette, où ils vivent abrités dans les cônes très résistants que forment les jeunes Rétépores, sont dépourvus de toute articulation. Quelques espèces cténostomes, à squelette fortement chitineux, possèdent aussi leurs zoécies articulées sur un pédoncule de longueur variable fourni par le stolon (*Triticella pedicellata*, *Mimosella gracilis*, etc.).

§ 2. — Morphologie du bryozoïde

La morphologie du bryozoïde présente des variations encore plus grandes que le bryarium, et c'est, d'ailleurs, sur les caractères qu'elle fournit que repose, au moins en partie, la systématique du groupe. Toutefois, il ne s'agit ici que du bryozoïde normal, pourvu d'un polypide fonctionnel, donnant naissance aux éléments repro-

---

(1) Report « **H. M. S. Challenger** », t. X, p. 28.

ducteurs, et considéré indépendamment des autres individualités coloniales, hétéromorphes, dépourvues de polypide fonctionnel, avec lesquelles il vit associé et qui, au premier abord, paraissent être de simples organes du bryozoïde normal. Les *aviculaires*, les *vibraculaires*, les *épines*, frontales ou dorsales, de la plupart des Chéilostomes, les *ovicelles* des Chéilostomes et des Cyclostomes, les *stolons* des Cténostomes, les *fibres radiciformes* de la plupart des espèces à port dressé, les *pores* que présentent beaucoup de Chéilostomes et de Cyclostomes à squelette calcifié, sont autant de formations bien différentes, au moins en apparence, entrant dans la constitution des colonies, que la plupart des auteurs considèrent comme étant des individualités coloniales. Sans vouloir immédiatement faire justice de semblables opinions sur le polymorphisme de l'individualité coloniale chez les Bryozoaires, à l'appui desquelles on n'a apporté le plus souvent que des hypothèses, je crois pouvoir dire, cependant, qu'elles ont été quelque peu exagérées et qu'il doit être fait beaucoup de restrictions à leur égard. J'aurai, d'ailleurs, dans la suite, l'occasion de discuter la valeur de chacune des parties de la colonie en tant qu'unités coloniales.

La morphologie extérieure du bryozoïde est celle que possède le squelette tégumentaire dont il est revêtu, c'est-à-dire la *zoécie*. Quelle que soit aussi la consistance de ce squelette, elle est dans tous les cas suffisamment grande pour que la zoécie puisse être regardée comme ayant une forme à peu près constante, soumise seulement à de légères modifications, négligeables. Elle est arrondie, ovoïde, quelque peu allongée chez les Cténostomes Stolonifères (*Bowerbankia*, *Mimosella*, *Triticella*, etc.) et dans la plupart des Chéilostomes à bourgeonnement unisérié et à port dressé (*Eucratea*, *Catenicella*, etc.). Mais le plus souvent, dans les colonies plurisériées, les zoécies, par pression réciproque, perdent la forme *vésiculeuse* et deviennent *parallélipipédiques* (*Bugula*, *Scrupocellaria*, *Caberea*, *Flustra*, *Membranipora*, *Lepralia*, etc., parmi les Chéilostomes; *Pherusa*, *Alcyonidium*, *Flustrella*, etc., parmi les Cténostomes). Dans le sous-ordre des Cyclostomes, les zoécies sont cylindriques, *tubuleuses* et il en est de même dans le genre *Cylindrœcium* (Cténostomes).

Un des organes les plus importants que l'on observe à la surface externe d'un bryozoïde, est, sans doute, l'*orifice zoécial*, à travers lequel le polypide peut se dévaginer et se mettre en relation avec

le milieu extérieur. Cet orifice occupe toujours la région distale de la zoécie. Il est essentiellement terminal dans les zoécies tubuleuses et dans les formes vésiculeuses portées par un stolon ; dans tous les autres cas, le bourgeonnement déplace cet orifice, qui devient subterminal. On donne le nom de *face frontale* à la paroi sur laquelle se trouve l'orifice zoécial, tandis que celui de *face dorsale* est attribué à la paroi opposée. Ces dénominations, très facilement applicables lorsque l'orifice est subterminal, paraissent d'un usage plus difficile dans les bryozoïdes à orifice terminal. Il n'en est rien, cependant. L'anus et le ganglion nerveux, qui dans le polypide sont situés sur un même plan longitudinal, le plan sagittal de symétrie du bryozoïde, se trouvent être placés précisément en regard de la face dorsale, dans les espèces à orifice subterminal. Par homologie, on distingue encore chez les Bryozoaires à orifice zoécial terminal, une région dorsale, correspondant au côté du polypide qui porte l'anus et le ganglion nerveux, et une région frontale, opposée à la précédente. Enfin, dans les espèces à zoécies parallélipipédiques, on distingue encore les *faces latérales* réunissant entre elles les faces dorsale et frontale.

L'orifice zoécial des Cyclostomes possède le même contour que le bord terminal des parois squelettiques qui le délimitent. Il est circulaire ou légèrement elliptique, sauf dans les espèces du genre *Lichenopora*, où les zoécies sont terminées par des processus saillants, en forme de pointes, qui donnent à l'orifice une figure irrégulièrement dentelée. Chez les Cténostomes, il est généralement quadrangulaire (*Pherusa tubulosa*, *Bowerbankia*, *Cylindrœcium*, etc.); mais, dans les espèces à squelette cuticulaire, gélatinoïde ou faiblement chitineux, l'orifice devient virtuellement circulaire par le rapprochement exagéré des parois zoéciales, lorsque le polypide est fortement rétracté (*Amathia*, *Alcyonidium*, etc.). Enfin, dans la *Flustrella hispida*, il a la forme d'une fente transversale, limitée par deux bourrelets en forme de lèvres.

A l'exception des différentes espèces du genre *Bugula*, tous les Chéilostomes sont pourvus d'un orifice zoécial nettement délimité, dont la forme varie entre celle d'un court segment de cercle (*Flustra*, *Scrupocellaria*) et celle d'un cercle presque complet (*Schizoporella*, *Cellepora*, etc.). Mais la particularité la plus importante de l'orifice zoécial chéilostomien, est celle qui réside dans la transformation de la partie de la paroi squelettique frontale, comprise dans la concavité

du contour de l'orifice zoécial, en un appareil occluseur mobile auquel on donne le nom d'*opercule*. Celui-ci, soulevé vers l'extérieur au moment de la dévagination du polypide, a la même forme que l'orifice zoécial contre les bords duquel il s'applique après la rétraction du polypide.

L'opercule, qui ne doit être considéré que comme une partie de la paroi squelettique frontale, ne revêt pas toujours les caractères de cette dernière. C'est une simple valve formée par un épaississement de la cuticule ou ectocyste, et en continuité avec elle au niveau même de la charnière. Il est de nature chitineuse et légèrement calcifié dans quelques espèces. Chez la plupart des Chéilostomes, la calcification dont les parois zoéciales sont le siège, respecte le plus souvent l'opercule que l'on a décrit, à tort sans doute, comme étant souvent calcifié ; elle est très nettement délimitée autour de ce dernier et masque fréquemment la forme de l'orifice zoécial. Des ouvrages systématiques, en effet, donnent, pour quelques-unes des espèces à squelette fortement calcifié, la description de deux sortes d'orifices : un *orifice primaire*, l'orifice zoécial vrai, celui contre lequel se place l'opercule, et un *orifice secondaire* encadré par le bord calcifié de la paroi frontale. Ce dernier, de forme variable, est sous la dépendance des progrès de la calcification ; le premier, au contraire, conserve toujours ses caractères primitifs et il en est de même de l'opercule qui le ferme. Il y a donc tout lieu de supposer que l'opercule reste le plus généralement chitineux, et, d'ailleurs, il ne résiste jamais à la fossilisation, tandis que certaines espèces, à squelette faiblement calcifié, se retrouvent nombreuses à l'état fossile.

Les parois squelettiques ne présentent pas toutes le même degré de calcification, et celle-ci peut être partielle ou totale sur une même face. Les parois latérales sont généralement plus fortement calcifiées que les parois dorsales et frontale ; cependant, elles ne le sont encore qu'incomplètement et présentent des espaces simplement cuticulaires sur lesquels se trouvent les *pores de communication*. La paroi dorsale est plus uniformément calcifiée et le squelette n'y offre aucune lacune. Dans quelques espèces chéilostomes, la paroi frontale présente, en dehors de la partie operculaire, une certaine partie de sa surface dont la cuticule conserve le caractère membraneux et ne subit, à aucune époque de la vie de la colonie, l'imprégnation calcaire (*Bugula, Scrupocellaria*, *Cabereа*, *Membranipora*,

Aetea, etc.) Cette partie membraneuse a reçu le nom d'*aréa*. Généralement bien délimitée du reste de la zoécie, l'aréa n'occupe jamais la totalité de la paroi frontale ; elle est souvent entourée d'un certain nombre de productions saillantes ou *épines* qui semblent la protéger contre les actions extérieures. Ces épines, cuticulaires à l'état jeune, mais susceptibles de se calcifier avec l'âge, sont régulièrement distribuées tout autour de l'aréa (*Flustra denticulata*, *Beania mirabilis*, *B. hirtissima*, *Membranipora spinifera*, etc.) ou en occupent seulement le bord supérieur (*Bugula turbinata*, *B. avicularia*, *B. flabellata*, *Scrupocellaria reptans*. *Scr. scruposa*, *Caberea Ellisii*, *Flustra foliacea*, *Fl. securifrons*, etc).

Dans beaucoup d'espèces calcaires où l'*aréa* a disparu, les épines existent encore cependant, tout autour de l'orifice zoécial, (*Cribrilina radiata*, *Microporella ciliata*, *M. Malusii*, *Schizoporella auriculata*, *Lepralia Pallasiana* var. *projecta*, *Mucronella coccinea*, etc.), semblant attester que l'opercule est le dernier représentant de l'aréa membraneuse frontale, et qu'elles n'ont été déplacées de la périphérie de la paroi frontale vers l'orifice zoécial que par les progrès de la calcification, à laquelle leur existence paraît être intimement liée.

Dans les Cyclostomes, dont le squelette est pourtant calcifié, les épines sont rares et n'existent que dans *Crisia cornuta* et *C. eburnea* var. *geniculata*. Parmi les Cténostomes, on ne les trouve que dans la *Flustrella hispida*, soit tout autour de la paroi frontale, soit seulement autour de l'orifice zoécial.

Les Cyclostomes sont dépourvus d'aréa membraneuse. Chez quelques Cténostomes (*Triticella*, *Vesicularia*, etc.), la zoécie, de nature légèrement chitineuse, présente une portion simplement cuticulaire, délicate, opposée à la région occupée par l'anus et le ganglion nerveux, et correspondant bien, par conséquent, à l'aréa frontale des Chéilostomes dont elle est l'homologue.

Dans la grande majorité des espèces calcifiées, chéilostomes ou cyclostomes, on observe encore sur le squelette du bryozoïde, l'existence d'ornementations diverses résultant d'une calcification inégale des différents points du squelette. Ces ornementations consistent en saillies qui, suivant leurs dimensions et leur forme, donnent à la zoécie un aspect finement ou grossièrement *granuleux*, *verruqueux*, *costulé*, *réticulé*, etc. Ces saillies comprennent souvent entre elles des orifices de forme et de dimensions variables eux-mêmes, auxquels on donne le nom de *pores*. Ceux-ci peuvent être plus ou moins

régulièrement distribués sur toute la surface zoéciale libre (*Crisia*, etc.), ou seulement sur la face frontale (*Lepralia Pallasiana*, *Schizoporella unicornis*, *S. linearis*, *Lepralia pertusa*, etc.). De même, dans quelques espèces, un certain nombre de ces pores se distinguent des autres par la régularité avec laquelle ils sont disposés le long des bords de la paroi frontale, et quelquefois aussi par leur forme : on les désigne sous le nom de *pores marginaux* (*Microporella Heckeli*, *Schizoporella sanguinea*, *Smittia reticulata*, etc.) Enfin, l'un des pores frontaux, occupant une situation médiane et presque centrale sur la zoécie, se différencie de tous les autres par ses dimensions beaucoup plus grandes. Ce pore, arrondi (*Microporella Heckeli*, *M. impressa*), ou semi-lunaire (*Microporella Malusii*, *M. ciliata*, etc.), a reçu de quelques auteurs le nom de *pore spécial*, tandis que **Jullien** (84) l'a appelé *fenestrule*, et en a fait la caractéristique de sa famille des Fenestrulinidæ.

§ 3. — Aviculaires, onychocellaires et vibraculaires

Sous ces dénominations, la plupart des auteurs ont désigné certains membres coloniaux n'ayant entre eux d'autres différences morphologiques qu'une modification de l'opercule, d'autant plus grande qu'ils s'éloignent davantage, au moins en apparence, de la forme du bryozoïde normal. Les uns et les autres, en effet, représentent un bryozoïde operculé dont le polypide a avorté, et dans lequel le bord de l'orifice zoécial forme le *bec* de *l'aviculaire*, tandis que l'opercule en forme la *mandibule*. Si la mandibule est entièrement logée dans l'ouverture du bec, l'aviculaire reçoit le nom d'*aviculaire proprement dit ;* si, au contraire, la mandibule est très allongée, de manière à ne plus être contenue dans la cavité du bec, elle prend une forme plus ou moins effilée et l'aviculaire est plus spécialement appelé *vibraculaire*. Enfin, sous le nom d'*onychocellaires*, **Julien** (81) a désigné les aviculaires de certaines espèces, pour la plupart fossiles, dans lesquelles la mandibule « énorme (*onychocellium*) est aplatie verticalement au lieu de l'être transversalement comme dans les aviculaires » proprement dits. Mais, cette distinction de plusieurs sortes d'aviculaires, basée seulement sur la forme et les dimensions de la mandibule, est d'autant plus superficielle que la structure interne, ainsi que je l'établirai plus tard, ne présente aucune différence, et qu'il existe dans une même

espèce et quelquefois sur un même bryozoïde, toute une série de formes intermédiaires ne permettant pas de les séparer les unes des autres.

L'aviculaire est de forme *normale*, lorsque la mandibule est contenue dans le bec (*Bugula Sabatieri*, *B. avicularia*, *B. calathus*, *Flustra securifrons*, *Membranipora Flemingii*, *Cellepora*, *Retepora*, etc.); il est simplement *vibraculoïde* dans le cas contraire (*Scrupocellaria scruposa*, *S. elliptica*, *Caberea*, *Mastigophora*, *Cribrilina radiata*, *Cribrilina Gattyæ*, etc.)

Les aviculaires n'existent que dans le sous-ordre des Chéilostomes. Ils font défaut chez les Cténostomes, les Cyclostomes, et quelques espèces chéilostomes.

La forme typique de l'aviculaire, celle qui lui a valu le nom, se rencontre dans les espèces du genre *Bugula* (*B. Sabatieri*, *B. avicularia*, *B. calathus*, *B. flabellata*, etc.). C'est une tête d'oiseau, très petite sans doute, dont le cou ou pédoncule s'articule sur le bryozoïde : la mandibule, le bec, et les mouvements exécutés par l'aviculaire contribuent à rendre cette ressemblance plus frappante. De semblables aviculaires sont dits *articulés* et *pédonculés*. Mais ce type est de beaucoup le moins fréquent, et généralement le pédoncule est intimement uni à la zoécie portant l'aviculaire; celui-ci est dit alors *pédonculé*, *non articulé* (*Notamia bursaria*, *Scrupocellaria scabra*, *Membranipora spinifera*, etc.).

Le plus souvent, cependant, l'aviculaire est privé de pédoncule : il est *sessile*, et, dans ce cas, il peut être *saillant* à la surface du bryozoïde ou de la colonie (*Scrupocellaria scruposa*, *Caberea Boryi*, *Schizoporella linearis* var. *hastata*, etc.), ou bien renfermé, *immergé*, dans l'épaisseur des parois squelettiques, ne se décelant extérieurement que par la mandibule et le bec (*Microporella Heckeli*, *Schizoporella linearis*, *Smittia reticulata*, *Lepralia foliacea*, etc.).

§ 4. — Ovicelles

On désigne sous le nom d'*ovicelles* ou d'*oécies*, des parties coloniales dans lesquelles s'effectue le développement embryonnaire, plus ou moins distinctes extérieurement des zoécies normales. Ce sont de véritables chambres d'incubation, des couveuses, ainsi que quelques auteurs les ont appelées, dans lesquelles l'œuf évolue et parvient à la structure de la larve libre. Tous les Ecto-

PROCTES marins ne sont pas pourvus d'ovicelles. Elles font totalement défaut chez les CTÉNOSTOMES ; elles n'ont pas encore été signalées dans tous les CYCLOSTOMES, où cependant leur existence me paraît devoir être générale ; enfin, on les rencontre dans beaucoup de CHÉILOSTOMES. Mais, si les auteurs s'accordent sur la fonction dévolue aux ovicelles, il n'en est pas de même lorsqu'il s'agit de leur structure, de leurs relations avec les bryozoïdes auxquels elles paraissent appartenir, et de leur mode de développement. Par suite la discussion est ouverte sur la valeur physiologique et morphologique de pareilles formations. Les ovicelles sont-elles des organes de la colonie, des individualités coloniales ? Sont-elles simplement des organes appartenant aux bryozoïdes normaux ? Il sera répondu dans la suite à chacune de ces deux questions.

L'ovicelle des CYCLOSTOMES peut avoir une forme ovoïde, allongée, être bien distincte des zoécies voisines, comme chez *Crisia*, *Hornera*, etc., ou bien former une saillie arrondie, plus ou moins grande à la surface de la colonie, développée entre les zoécies qui paraissent s'échapper de l'ovicelle, comme autant de productions tubulaires (*Stomatopora*, *Tubulipora*, etc.). La paroi squelettique de cette dernière forme d'ovicelle est uniformément percée de petits pores. L'ovicelle des CHÉILOSTOMES, de dimensions beaucoup plus réduites que celle des CYCLOSTOMES, est généralement sphérique et située immédiatement au-dessus de l'orifice zoécial. Elle est libre par toute sa surface et simplement reliée aux zoécies qui la portent par un pédoncule plus ou moins distinct (*Bugula*, *Bicellaria*, etc.), ou bien elle adhère plus ou moins, par sa face dorsale, à la paroi frontale du ou des bryozoïdes placés au-dessus de celui dont elle surmonte l'orifice zoécial (*Scrupocellaria*, *Cribrilina*, *Schizoporella*, *Cellepora*, etc.)

A l'exception des espèces du genre *Cellaria*, dont l'ovicelle a une paroi frontale operculée, l'ovicelle des autres CHÉILOSTOMES est formée sur le vivant de deux vésicules, l'une supérieure, l'autre inférieure. Celle-ci conserve son caractère membraneux pendant toute son existence ; elle est abritée par la vésicule supérieure qui lui forme comme un capuchon ou un casque protecteur. La vésicule supérieure est toujours plus ou moins calcifiée, en effet, et constitue la seule partie de l'ovicelle résistant à la fossilisation ; c'est elle que l'on décrit le plus souvent dans les ouvrages systématiques.

Le bord de la vésicule supérieure, nettement marqué par un épaississement des parois, est le plus souvent simple (*Bugula*, *Scrupocellaria*, *Schizoporella*, etc.). Il présente quelquefois une entaille frontale de forme variable, trifoliée (*Membranipora trifolium*), triangulaire (*Schizotheca fissa*) ou quadrangulaire (*Membranipora Flemingii*, *M. trifolium* var. *quadrata*, etc.), formant une sorte d'aréa ovicellienne.

Quant à sa paroi squelettique, le casque offre généralement les mêmes caractères que la frontale zoéciale. Elle est quelquefois dépourvue d'ornementations (*Bugula Sabatieri*, *B. avicularia*, *B. turbinata*, etc.) ; elle est granuleuse ou verruqueuse, et alors perforée par des pores de dimensions variables (*Scrupocellaria reptans*, *Schizoporella hyalina*, *S. linearis*, etc.) ; elle est costulée chez *Bugula Murrayana*, *Scrupocellaria scabra*, *Schizoporella sanguinea*, *S. unicornis*, etc.); enfin, elle présente une fissure médiane longitudinale, chez *Schizotheca divisa*, *Retepora Beaniana*, *R. Couchii*, etc.

Tels sont, très rapidement esquissés, les principaux caractères que présente la morphologie externe des Bryozoaires ectoproctes marins.

CHAPITRE III

SYSTÈME TÉGUMENTAIRE DU BRYOZOÏDE ADULTE

Les téguments du bryozoïde n'offrent pas, dans tous les cas, une structure aussi simple que celle que l'on a l'habitude de leur assigner, et aussi peu complexe que celle que nous avons observée dans *Bugula Sabatieri*. Je conserverai, cependant, les termes d'*ectocyste* et d'*endocyste* ou *épiderme*, et, lorsque besoin en sera, j'emploierai les dénominations déjà utilisées par **Jullien** (81), dont les observations sur les Chéilostomes diplodermiés n'ont pas été suffisamment considérées.

§ 1er. — Ectocyste

De l'étude comparée à laquelle je me suis livré, il résulte que dans les bryozoïdes adultes, l'*ectocyste*, c'est-à-dire le squelette zoécial, peut revêtir, suivant les groupes ou suivant les espèces, des caractères différents, quelle que soit, d'ailleurs, la constitution chimique qu'il présente. Il peut être *simple*, comme dans *Bugula Sabatieri*, ou *double*, comme l'a indiqué **Jullien**, et, dans ce dernier cas, il comprend entre ses deux feuillets une cavité à laquelle ce dernier auteur a donné le nom d'*hypostège*.

L'ectocyste est *simple* chez tous les Cténostomes et tous les Cyclostomes que j'ai observés, ainsi que chez les Chéilostomes suivants : toutes les espèces du genre *Bugula*, *Aetea anguina*, *Scrupocellaria reptans*, *S. scruposa*, *Caberea Boryi*, *Flustra securifrons*, *Membranipora pilosa* et *M. Flemingii*.

L'ectocyste est *double*, au contraire, chez tous les autres Chéilostomes et, ainsi que l'a fait remarquer **Jullien**, le feuillet externe ou *ectocyste proprement dit* conserve toujours ses caractères membraneux (« charnus »), tandis que le feuillet interne ou *cryptocyste* est toujours plus ou moins grandement calcifié.

Contrairement à l'opinion de **Jullien,** l'hypostège n'est pas directement limitée par les deux feuillets de l'ectocyste. Cette cavité intra-pariétale est revêtue, en effet, par un épithélium de même structure que l'endocyste et comprend quelques éléments mésenchymateux semblables à ceux de la cavité générale du bryozoïde.

Par suite des dispositions variables que présente la structure de l'ectocyste, il y a lieu de le considérer séparément :

a) chez les Bryozoaires dépourvus d'hypostège ou à ectocyste simple ;

b) chez les Bryozoaires pourvus d'une hypostège ou à ectocyste dédoublé.

a. — *Bryozoaires à ectocyste simple*

Tous les Cténostomes, tous les Cyclostomes et les quelques espèces chéilostomes que j'ai déjà énumérées, possèdent un ectocyste simple, dépourvu de toute cavité intra-tégumentaire.

Légèrement chitineux, mince dans *Bowerbankia pustulosa* (Pl. VII, fig. 4, *ect*) et *Vesicularia spinosa*, quelque peu épaissi sur les faces libres dans *Amathia lendigera* (Pl. VII, fig. 8) et *A. semiconvoluta*, l'ectocyste présente dans ces quatre espèces une structure homogène. Dans *Cylindræcium dilatatum*, il est constitué par une mince zone cuticulaire profonde, se colorant vivement par le carmin boracique, doublée d'une couche périphérique beaucoup plus épaisse, qui est formée de particules solides, agglutinées par une substance intermédiaire de même nature que la cuticule profonde (Pl. VII, fig. 12, *ect*). Chez l'*Alcyonidium cellarioïdes*, l'ectocyste, gélatinoïde, généralement mince sur les faces latérales et dorsale du bryozoïde, est épaissi sur la face frontale, où il se montre subdivisé en deux couches distinctes (Pl. VII, fig. 10). Ces deux couches, qui sont superposées, prennent la même coloration violette sur les coupes colorées par l'hématoxyline et l'éosine, mais leur structure présente quelques différences. La couche profonde (*ect'*) se montre striée parallèlement à la surface, comme si elle avait une structure lamelleuse ; la couche périphérique (*ect''*), au contraire, possède un aspect plissé perpendiculairement à la direction des stries profondes.

Une semblable différenciation de l'ectocyste se rencontre aussi dans la *Pherusa tubulosa*, où **Prouho** (92 — p. 563) a distingué «une

couche chitineuse doublée intérieurement d'une couche colloïde » contre laquelle s'applique l'épiderme ; mais, tandis que dans l'*Alcyonidium cellarioïdes* qui vit adhérent au substratum, la couche externe n'existe que sur la paroi frontale, chez *Pherusa tubulosa* dont le port est partiellement dressé, la différenciation des deux zones s'observe sur les faces frontale et dorsale, à la fois, faces qui sont les seules en contact avec le milieu extérieur. Enfin, les parois interzoéciales ou latérales sont essentiellement constituées par la couche colloïde. Toutefois, sur les coupes de la *Pherusa tubulosa* colorées par l'hématoxyline et l'éosine, où le revêtement chitineux possède une coloration rose et la couche colloïde une coloration violette, on constate la présence, dans les parois interzoéciales colorées en violet, de parties chitineuses colorées en rose, ayant la section d'une poulie à faces biconcaves, dont la gorge est occupée par la cloison colloïde. Ces parties correspondent aux pores de communication.

L'ectocyste, toujours membraneux dans les espèces cténostomes, est plus ou moins imprégné de calcaire chez les Chéilostomes et chez les Cyclostomes ; mais la calcification paraît ne pas s'effectuer d'une manière identique dans les uns et dans les autres. Indépendamment des ornementations diverses que peut présenter le squelette du bryozoïde, et qui ne sont que le relief occasionné par un dépôt inégal du calcaire dans les différents points de l'ectocyste, indépendamment aussi de la présence assez fréquente chez les Chéilostomes d'une aréa membraneuse qui fait toujours défaut chez les Cyclostomes, dans les préparations histologiques, l'ectocyste, quoique décalcifié, présente des caractères bien différent , suivant qu'on le considère dans une espèce chéilostome ou dans une espèce cyclostome. Tandis, en effet, qu'il est toujours simple chez les Chéilostomes, il est au contraire subdivisé en deux feuillets dans les Cyclostomes. C'est ainsi que dans *Membranipora Flemingii,* dont la surface est granuleuse, dans *Aetea anguina,* où elle est en partie annelée et en partie finement ponctuée, dans *Membranipora pilosa,* dont la paroi frontale est parsemée de grandes pores circulaires, etc., l'ectocyste, après décalcification et quelle que soit la paroi zoéciale dans laquelle on le considère, se présente sous la forme d'une mince membrane, homogène, contre laquelle l'épiderme est accolé. Chez *Crisia denticulata, Tubulipora flabellaris, Diastopora suborbicularis,* dont le

squelette est pourvu de pores plus ou moins nombreux, et chez *Lichenopora hispida*, dont la surface est granuleuse, l'ectocyste, sur les coupes ayant subi la même technique que les espèces chéilostomes précédentes, se montre constitué par deux feuillets distincts et simplement confondus par intervalles, sans aucun doute dans les points occupés par les pores (Pl. VII, fig. 15 et Pl. VIII, fig. 14, *ect'*, *ect''*). Seul, le feuillet profond (*ect''*) est tapissé intérieurement par l'épiderme (*ep*), contrairement aux dispositions que présentent les Bryozoaires pourvus d'une hypostège.

Cette différence dans la structure de l'ectocyste des Chéilostomes et des Cyclostomes doit être expliquée par le fait que le calcaire se répartit uniformément dans toute l'épaisseur de la cuticule chez les Chéilostomes, tandis que chez les Cyclostomes, dont les parois sont plus fortement calcifiées, le dépôt serait surtout abondant dans la région moyenne de l'épaisseur de la cuticule ; celle-ci disparaîtrait complètement à ce niveau, faisant place au calcaire, et se subdiviserait ainsi en deux feuillets.

b. — *Bryozaires pourvus d'une hypostège*

Parmi les Chéilostomes que j'ai examinés, la chambre intra-tégumentaire ou hypostège n'existe que dans les espèces suivantes : *Eucratea Lafontii*. *Cellaria salicornioïdes*, *C. fistulosa*, *Tubucellaria opuntioïdes*, *Membranipora Rosselii*, *Microporella ciliata*, *M. Malusii*, *M. Heckeli*, *Chorizopora Brongnartii*, *Schizoporella auriculata*, *S. unicornis*, *S. linearis*, *S. Sanguinea*, *Lepralia Pallasiana* *L. pertusa*, *L. foliacea*, *Umbonula verrucosa*, *Retepora cellulosa*, *Cellepora avicularis* et *C. pumicosa*.

A l'exception de *Retepora cellulosa*, et probablement de toutes les Rétépores, le dédoublement de l'ectocyste ne s'effectue que dans la paroi frontale du bryozoïde, quel que soit d'ailleurs le mode de groupement colonial. A l'exception de cette espèce, en effet, chez toutes les autres, l'hypostège n'est développée que sur la face frontale qu'elle occupe en totalité sauf la région operculaire, ainsi que c'est le cas le plus fréquent, ou seulement en partie, comme dans *Membranipora Rosselii*, où le dédoublement de l'ectocyste n'a lieu qu'en dehors de l'aréa membraneuse. Chez *Retepora celullosa*, toutes les faces du bryozoïde en contact avec le milieu extérieur possèdent un ectocyste double ; c'est ainsi que les faces dorsale et

frontale de tous les bryozoïdes, auxquelles il faut joindre la face latérale libre des bryozoïdes limitant les fenêtres du bryarium, sont pourvues d'une hypostège. Toutefois, tandis que dans la paroi frontale de toutes les espèces à ectocyste double, la chambre hypostégique est limitée aux bords marginaux de la zoécie, dans la paroi dorsale de *Retepora cellulosa*, cette chambre ne correspond plus aux limites zoéciales, et peut, au contraire, correspondre à la région dorsale de plusieurs bryozoïdes à la fois.

Quoi qu'il en soit, le dédoublement de l'ectocyste n'est jamais que partiel, et il résulte des observations précédentes que l'hypostège n'existe que sur les parois en contact avec le milieu extérieur.

Partout ailleurs, l'ectocyste est simple et se montre sur les coupes avec une structure parfaitement homogène. Il est mince dans les parois latérales qui sont toujours peu calcifiées, et aussi dans la paroi dorsale, soit que la colonie ait un port encroûtant, soit qu'elle ait un port dressé, avec les bryozoïdes disposés de chaque côté d'un même plan, dos à dos ; mais lorsque les zoécies sont distribuées autour d'un axe comme dans *Cellaria salicornioïdes*, *C. fistulosa* (fig. 20 du texte) et *Tubucellaria cercoïdes*, la cuticule ectocystaire est toujours épaisse aux points d'entre-croisement des différentes parois, tout en ayant encore une grande homogénéité.

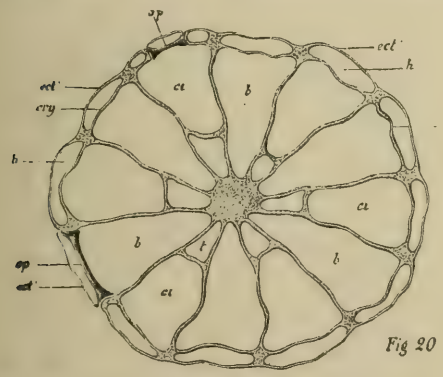


FIG. 20. — Coupe transversale d'un rameau de *Cellaria fistulosa*, montrant les dispositions squelettiques du bryarium ; *b*, cavité générale du bryozoïde ; *ci*, cavité d'incubation ; *cry*, cryptocyste ; *ect'*, ectocyste proprement dit ; *h*, hypostège ; *op*, opercule du bryozoïde ; *op'*, opercule de la cavité d'incubation ; *t*, portion tubulaire du bryozoïde.

Le cryptocyste est le siège d'un dépôt calcaire, d'autant plus important, que le bryozoïde est plus âgé. C'est donc le cryptocyste qui fournit le squelette zoécial, et c'est à lui, par conséquent, que doivent être rapportées toutes les ornementations que l'on rencontre sur la paroi frontale de ces Chéilostomes, dont j'excepterai, toutefois, le pore médian ou fenestrule. Je ne crois pas, cependant, que l'ectocyste proprement dit garde toujours, quel que soit l'âge du bryozoïde, son caractère membraneux pri-

mitif, son caractère essentiellement cuticulaire. Les fines granulations que présente l'aréa frontale dans beaucoup d'espèces du genre *Membranipora* et l'encroûtement calcaire que l'on constate à la surface des vieilles colonies, et auquel **d'Orbigny** (51, p. 18) a donné le nom d'*épithèque*, me paraissent être produits par la calcification, à des degrés très différents, il est vrai, de l'ectocyste proprement dit.

Sur les coupes longitudinales et transversales, taillées dans le squelette colonial des Bryozoaires à ectocyste dédoublé, on constate que le cryptocyste, dont la face profonde, en regard de la cavité générale du bryozoïde, est toujours unie, possède au contraire, un contour assez irrégulier du côté de l'hypostège. L'épaisseur de ce feuillet squelettique est variable, et, dans certains points correspondant aux pores, le calcaire fait même défaut.

Après décalcification et observé sur les coupes histologiques, le cryptocyste est représenté par une simple membrane cuticulaire, homogène (fig. 20 du texte et Pl. VI, fig. 6, *cry*), ne différant en rien de l'ectocyste proprement dit (*ect*). Mais, tandis que l'épithélium qui tapisse intérieurement ce dernier se montre le plus généralement accolé à la cuticule, celui qui revêt le cryptocyste et qui n'est que la continuation du précédent, est, au contraire, le plus souvent libre dans la cavité hypostégique, où il décrit des sinuosités plus ou moins accentuées (Pl. VI, fig 6, *ep*). Sur la face profonde de la cuticule du cryptocyste, s'appuie l'épiderme limitant de la cavité générale du bryozoïde (Pl. VI, fig. 6, *ep*).

L'hypostège est donc une cavité rendue très irrégulière par les saillies et les dépressions que présente le cryptocyste calcifié. Elle est limitée par une très mince membrane épithéliale, rendue distincte des feuillets squelettiques par les légers renflements que produisent, à sa surface libre, les noyaux qu'elle renferme dans son épaisseur. Cet épithélium partage tous les caractères de l'épiderme du bryozoïde, ou endocyste, sur la structure duquel je m'étendrai assez longuement. La cavité hypostégique renferme quelques cellules mésenchymateuses (Pl. VI, fig. 6), en même temps que quelques leucocytes sphérulaires situés au niveau des pores (Pl. VII, fig. 1, *pma*).

Chez les espèces pourvues d'un pore médian frontal, telles que *Microporella Heckeli*, *M. Malusii*, etc., les téguments ont des dispositions anatomiques spéciales, inhérentes à l'existence même du

pore. L'ectocyste et le cryptocyste sont limités autour du pore, à travers lequel l'épiderme du bryozoïde, l'endocyste, fait saillie vers le milieu extérieur, sous forme d'un mamelon conique revêtu par un repli de la cuticule du cryptocyste (fig. 21 du texte, *pme*). Chez *Microporella Heckeli* (Pl. VII, fig. 1), la structure diffère un peu de la précédente qui se rapporte plus spécialement à *M. Malusii*. L'épiderme de la cavité générale du bryozoïde et la cuticule qui le revêt extérieurement sont devenus complètement indépendants du cryptocyste (*cry*), sauf dans le voisinage de l'opercule où ils sont confondus. De cette manière, le pore médian frontal s'ouvre dans une cavité située entre le cryptocyste et le cuticule de l'endocyste.

La présence constante de corps étrangers à l'intérieur de cette cavité indique suffisamment que l'eau ambiante y pénètre, et prouve encore que cette cavité, bien naturelle, n'est pas imputable à des artifices de préparation.

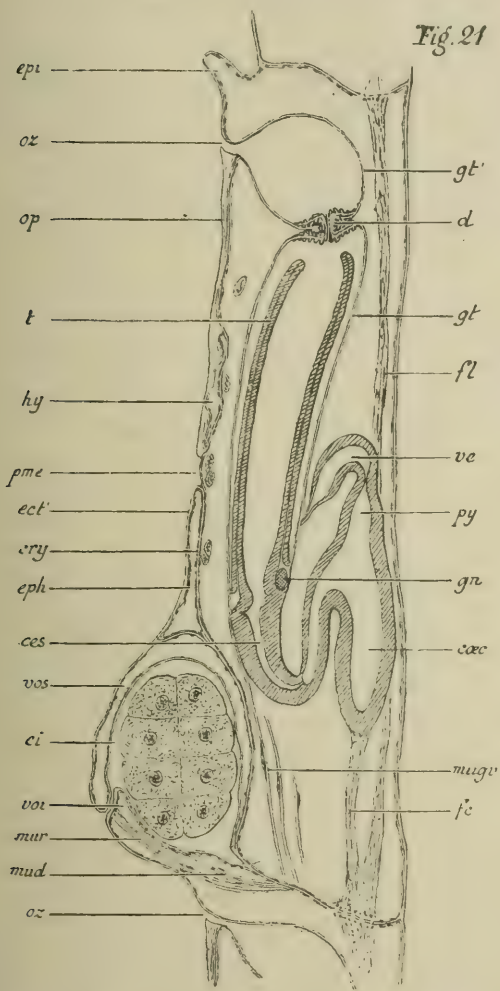


Fig. 21. — *Coupe longitudinale d'un bryozoïde de* Microporella Malusii : *cæc*, cæcum stomacal : *ci*, cavité d'incubation ; *cry*, cryptocyste ; *d*, diaphragme ; *eph*, épithélium hypostégique ; *epi*, épine ; *fc*, cordon funiculaire central ; *fl*, cordon funiculaire latéral ; *gn*, ganglion nerveux ; *gt*, région sous-diaphragmatique de la gaine tentaculaire ; *gt'*, région sus-diaphragmatique ; *hy*, hypostège ; *mud*, muscles dilateurs de la cavité d'incubation ; *mugr*, muscle grand rétracteur ; *mur*, muscles rétracteurs de la paroi frontale de la vésicule ovicellienne inférieure ; *œs*, œsophage ; *op*, opercule ; *oz*, orifice zoécial ; *pme*, pore médian frontal ; *py*, pylore ; *re*, rectum ; *t*, tentacules ; *voi*, vésicule ovicellienne inférieure ; *vos*, vésicule ovicellienne supérieure.

Quelle que soit la nature de l'ectocyste, cuticulaire, chitineux, gélatinoïde ou calcifié, c'est toujours dans son épaisseur que sont placés les *pores de communication*, à travers lesquels le tissu mésenchymateux d'un bryozoïde se met en relation avec celui des bryozoïdes voisins. Ces pores, isolés ou groupés et formant une *plaque de communication*, n'existent que sur les faces latérales des bryozoïdes dans les espèces plurisériées, et seulement sur la face basilaire dans les espèces unisériées ou stolonifères. Ils consistent en de simples perforations arrondies de la cuticule, amincie et non calcifiée à ce niveau.

Je n'ai pas fait une étude spéciale des pores de communication, dont le nombre et la répartition sont également variables dans les différentes espèces et même, le plus souvent, dans les différents individus d'une espèce donnée.

§ 2. — Endocyste.

L'*endocyste*, ou *épiderme*, possède chez tous les Ectoproctes une structure uniforme, et les caractères que nous avons déjà reconnus à l'épiderme des bryozoïdes de la *Bugula Sabatieri* (p. 30 et 31) peuvent être attribués à celui de tous les Bryozoaires marins. C'est une fine membrane épithéliale, appliquée contre la paroi profonde de l'ectocyste limitant la cavité générale du bryozoïde.

Sur le vivant, dans les espèces transparentes, l'épiderme ne se distingue que très difficilement du réseau mésenchymateux qui le tapisse, ce qui explique en partie les erreurs commises par quelques auteurs.

Sur les coupes histologiques, il ne se différencie de l'ectocyste que par la présence, dans sa très faible épaisseur, des noyaux cellulaires qui se colorent toujours assez vivement avec les divers réactifs (Pl. VI, fig. 6 et 11, et Pl. VII, fig. 1, 4, 8, 10, 12 et 15, *ep*).

Dans les préparations colorées en masse, soit directement par un réactif colorant et fixateur à la fois, tel que le vert de méthyle acéto-osmique ou le carmin de Schneider, soit, pour les espèces calcifiées, après les avoir soumises à un réactif décalcifiant assez énergique, l'épiderme ne présente aucune trace de limites cellulaires. Il se montre parsemé de noyaux, autour desquels s'irradient des traînées de granulations protoplasmiques simulant une arborisation dont les rameaux s'anastomosent entre eux. Mais, si on fait précéder la

coloration d'une imprégnation par le nitrate d'argent, suivant la méthode que j'ai déjà indiquée (p. 31), les contours cellulaires deviennent distincts, et on peut constater une différence assez sensible dans la forme des cellules de la paroi frontale et de la paroi

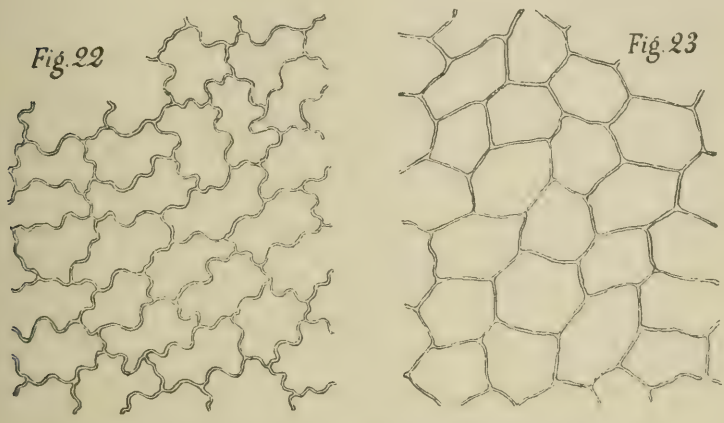


Fig. 22. — *Epiderme frontal d'un bryozoïde de* Membranipora pilosa. Imprégnation au nitrate d'argent (obj. D, ocul. 4, Zeiss).
Fig. 23. — Epiderme dorsal, *id.*, *id.*

dorsale. Les cellules épidermiques frontales ont un contour très sinueux (fig. 22 du texte), qui est beaucoup plus régulièrement polygonal dans les cellules épidermiques dorsales (fig. 23 du texte) ; les unes et les autres donnent à l'épiderme un aspect endothélial.

§ 3. — Musculature pariétale.

Les fibres musculaires qui relient, à travers la cavité générale, les parois du bryozoïde, et à l'ensemble desquelles on donne le nom de *muscles pariétaux,* me paraissent être représentées dans tous les Ectoproctes marins. Je les ai observées dans tous les Chéilostomes, soit sur le vivant, soit dans les préparations en masse, soit encore sur les coupes. Le nombre en est très variable, non seulement avec les différentes espèces, mais aussi avec les différents individus d'une même colonie. Ces fibres musculaires qui occupent environ le tiers moyen de la longueur du bryozoïde, sont situées à droite et à gauche du polypide, dans le voisinage des parois latérales de la zoécie, sur lesquelles elles s'insèrent par une de leurs extrémités, tandis

qu'elles se fixent à l'ectocyste frontal par l'autre extrémité. Elles ont une direction oblique d'avant en arrière et de dedans en dehors, en même temps que de bas en haut (Pl. VI, fig. 1 et 7, *mup*).

Chez les Cténostomes, les fibres musculaires pariétales sont beaucoup plus nombreuses dans le groupe des **Halcyonellea,** Ehr. (*Pherusa tubulosa, Flustrella hispida, Alcyonidium cellarioïdes*) que dans celui des **Stolonifères,** Ehl. (*Vesicularia spinosa, Amathia lendigera, A. semiconvoluta, Bowerbankia pustulosa, Cylindræcium dilatatum*); mais les dispositions générales y sont les mêmes que chez les Chéilostomes.

J'ai encore constaté l'existence des muscles pariétaux dans les coupes de *Crisia denticulata* et *Tubulipora flabellaris,* parmi les Cyclostomes, où elles paraissent être cantonnées dans la portion supérieure du bryozoïde.

Comme chez la *Bugula Sabatieri*, les fibres musculaires pariétales offrent, sur les coupes colorées à l'hématoxyline et à l'éosine, une partie centrale, homogène, colorée en rose vif, et une gaine périphérique, granuleuse, très mince, colorée en violet clair, dans l'épaisseur de laquelle le noyau se trouve compris, formant saillie à la surface de la fibre. La partie centrale représente la substance contractile ; la partie périphérique est constituée, au contraire, par le protoplasme de la cellule musculaire.

Il faut encore comprendre dans la musculature pariétale les *muscles operculaires*, dont la présence est constante chez tous les Chéilostomes operculés. Ces muscles (Pl. VI, fig. 1 et 7 ; fig. 29 et 30 du texte — *muop*), au nombre de deux, un de chaque côté, ont une insertion pariétale proprement dite et une insertion operculaire. L'insertion pariétale est variable et peut avoir lieu soit sur les parois latérales du bryozoïde, soit sur la paroi supérieure. L'insertion operculaire s'effectue aussi en des points variables de la face interne de l'opercule, soit sur une sorte d'apophyse du bord operculaire plus ou moins éloignée de la charnière (*Membranipora pilosa, Lepralia Pallasiana*, etc.), soit sur une apophyse de la région latérale, mais non marginale, de l'opercule (*Cellepora avicularis, C. pumicosa*, etc.).

Les muscles operculaires sont constitués par un certain nombre de fibres lisses dont la structure ne diffère pas de celle des fibres musculaires pariétales proprement dites. Mais, contrairement à ces dernières, elles ne sont libres entre elles que par leur extrémité

pariétale, tandis qu'elles s'unissent les unes aux autres par leur extrémité operculaire et se confondent en une sorte de tendon.

Sur le vivant, les plissements de la gaine protoplasmique, lorsque ces muscles sont au repos, sont beaucoup plus prononcés que dans toutes les autres fibres lisses du bryozoïde, et simulent une striation qui ne se retrouve pas sur les coupes colorées.

§ 4. — Historique.

Smitt (65), à qui doivent être rapportées les premières observations sur la constitution des parois zoéciales des Bryozoaires marins, considère ces dernières comme formées de deux feuillets : un ectocyste, cuticulaire ou calcifié, externe, et un endocyste, interne. Pour cet auteur, l'endocyste consisterait en un réseau de fins canalicules, dont les entre-croisements seraient occupés par des espaces lacunaires s'ouvrant dans le milieu extérieur par un pore infundibulaire.

Nitsche (71), dans son étude monographique de la *Flustra membranacea*, L., constate la présence dans les parois des bryozoïdes adules, d'un ectocyste cuticulaire et d'un endocyste membraneux, très mince, renfermant des noyaux épars, entourés d'une zone protoplasmique étroite, de laquelle partent un certain nombre de prolongements s'anastomosant avec ceux provenant des noyaux voisins.

Claparède (71) admet, après **Smitt,** l'existence d'un ectocyste et d'un endocyste pariétaux, mais il n'attribue pas, cependant, une structure canaliculaire à ce dernier. Il explique l'aspect réticulé de l'endocyste par l'écartement progressif des éléments cellulaires les uns des autres, lesquels restent toujours unis entre eux par les ramifications protoplasmiques qu'ils émettent dans tous les sens.

Au chapitre de ses conclusions (p. 256 et 257), **Joliet** (77) s'exprime ainsi : « Pour nous, une loge de Bryozoaire considérée au » point de vue abstrait, qu'elle soit zoécie ou article de tige, est » composée de trois couches constitutives, savoir : l'ectocyste, » l'endocyste et l'endosarque.

» L'ectocyste est une membrane chitineuse ou encroûtée de cal- » caire, anhyste dans tous les cas et sur laquelle je n'ai pas à » insister....

» L'endocyste est une membrane cellulaire, un épithélium ; pri-

» mitivement, dans les parties jeunes et actives de la colonie, elle » ressemble à un épithélium cylindrique ; dans les Pédicellines, » elle garde partout plus ou moins longtemps cette structure, mais, » dans la généralité des Bryozoaires marins, elle la perd de bonne » heure et se réduit à une couche de protoplasme amorphe dans » lequel il devient impossible de reconnaître aucune cellule. »

Pour **Hincks** (80), les parois zoéciales des Bryozoaires marins comprennent seulement un ectocyste et un endocyste, auxquels il attribue une structure semblable à celle indiquée par **Jolliet**.

Julien (81), étudiant la structure squelettique de l'*Onychocella Marioni*, constate qu'elle est formée de deux ectocystes frontaux : l'un, externe, l'*ectocyste proprement dit*, reste, « charnu » pendant toute la vie de la colonie, et recouvre entièrement la zoécie ; l'autre, interne, le *cryptocyste*, est calcifié et détermine deux chambres dont l'une, profonde, constitue la cavité générale du bryozoïde, et l'autre, périphérique, l'*hypostège*.

Cet auteur propose donc de subdiviser le groupe des ***Chéilostomata*** de Busk en deux sous-ordres : les *Chéilostomiens monodermiés*, à ectocyste simple, et les *Chéilostomiens diplodermiés*, à ectocyste double.

Dans son étude monographique de la *Flustra membranacea-truncata*, Sm., **Vigelius** (83 et 84) signale l'existence d'un ectocyste cuticulaire tapissé intérieurement par la « *Parietalschicht* » de son « *Parenchymgewebe* ». Pour cet auteur, l'épithélium ectodermique ou endocyste, distinct seulement dans les jeunes loges, a complètement disparu dans les bryozoïdes adultes.

Ostroumoff (85) fait remarquer à **Vigelius** que l'épithélium ectodermique, loin d'être absent dans les bryozoïdes adultes, s'y révèle toujours sous l'action du nitrate d'argent. Un peu plus tard (86), le même auteur constate que, soit dans la larve, soit dans une jeune zoécie, on trouve toujours au-dessous de la cuticule, une couche régulière de cellules ectodermiques dont les caractères changent avec l'âge de la zoécie, mais ne disparaissent pas. Enfin, il reconnaît encore que la loge d'un bryozoaire marin ne comprend qu'une seule couche épithéliale, l'endocyste ; les cellules mésodermiques ne formant en aucun cas une membrane pariétale complète.

Freese (88) distingue, dans *Membranipora pilosa*, un ectocyste

et un endocyste, et attribue à ce dernier la structure déjà signalée par **Nitsche**.

Joyeux-Laffuie (88), chez *Delagia chetopteri* (= *Hypophorella expansa*, Ehlers), signale aussi la présence d'un ectocyste et d'un endocyste, mais « il ne peut pas dire si l'endocyste est simple ou doublé d'un endosarque, ainsi que le pense **Joliet** » (p. 140).

Pour **Seeliger** (90), les parois des jeunes blastozoïdes comprennent, en dehors de la cuticule, un feuillet ectodermique de nature épithéliale et un feuillet mésenchymateux n'ayant pas toujours le caractère épithélial.

Davenport (91) arrive aux mêmes conclusions que **Seeliger ;** il reconnaît que le mésoderme, auquel il n'accorde pas une origine ectodermique dans les régions en voie de bourgeonnement, ne présente pas chez les Bryozoaires marins la structure épithéliale qu'il possède chez les Phylactolèmes.

Prouho (92), dans l'oozoïde de *Flustrella hispida*, distingue trois couches pariétales : 1° un revêtement chitineux, l'ectocyste ; 2° une assise cellulaire provenant directement de l'ectoderme de la larve, l'endocyste ; 3° une membrane cellulaire pariétale située en dedans de l'endocyste, provenant directement du mésoderme de la larve. Cet auteur constate, toutefois, que cette dernière couche, à laquelle il donne le nom de *couche mésodermique pariétale*, perd généralement son caractère de membrane continue dans le bryozoïde adulte.

§ 5. — Discussion

Il résulte de l'exposé de ces différentes opinions que les auteurs les plus récents, tels que **Seeliger**, **Davenport** et **Prouho**, considèrent les parois du bryozoïde comme constituées par trois couches : un ectocyste, un endocyste et une couche mésenchymateuse ou mésodermique. De même, depuis **Ostroumoff,** on s'accorde à attribuer une nature épithéliale à l'endocyste. Enfin, **Jullien** est le seul auteur ayant signalé le cas du dédoublement de l'ectocyste.

Quant au nombre des couches entrant dans la constitution des parois du bryozoïde, je ne crois pas devoir y comprendre la zone mésenchymateuse pariétale qui, ainsi que nous l'avons vu dans la *Bugula Sabatieri* (p. 47 et suiv.), et ainsi que cela a lieu chez tous

les autres Ectoproctes marins, ne peut être séparée du reste du tissu mésenchymateux dont elle n'est que la partie périphérique.

L'endocyste, comme l'a fort bien établi **Ostroumoff,** est une membrane épithéliale. Elle est nettement distincte du réseau mésenchymateux pariétal, avec lequel **Smitt, Claparède** et **Nitsche** me paraissent l'avoir confondue, et qui, contrairement à l'opinion de **Joliet, Vigelius** et **Hincks**, — opinion que l'on trouve encore dans des ouvrages classiques récents, — conserve ses caractères cellulaires.

En dehors des espèces que j'ai signalées comme étant pourvues d'une hypostège, le dédoublement de l'ectocyste me paraît exister encore chez toutes les espèces rangées par **Hincks** (50) dans les familles des *Microporellidæ*, *Porinidæ*, *Myriozoïdæ*, *Escharidæ* et *Celleporidæ*, mais non chez toutes celles que **Jullien** (84) a groupées dans son sous-ordre des Cheilostomata diplodermata. Les familles des *Eucrateidæ, Cellulariidæ*, *Bicellariidæ*, *Flustridæ*, *Membraniporidæ*, *Gemellariadæ* et *Farciminariadæ* ne possèdent pas, en effet, pour la plupart, d'hypostège et, peut-être, ne faut-il en excepter que les *Eucrateidæ* et quelques espèces parmi les *Membraniporidæ*, comme *Membranipora Rosselii*. L'existence d'une aréa membraneuse frontale, d'une *opésie* (**Jullien**), même limitée à l'opercule, n'est pas, contrairement à l'opinion de cet auteur, la conséquence de la présence d'un cryptocyste et, par conséquent, d'une hypostège. De même, **Jullien** (84) a considéré comme pourvues d'un ectocyste simple, grand nombre d'espèces qui, telles que les *Smittidæ*, les *Fenestrulinidæ*, etc., possèdent un ectocyste double. Enfin, cet auteur, dont les observations ont été faites en grande partie sur des échantillons de collections, n'a pas signalé l'épithélium pavimenteux limitant l'hypostège, non plus les éléments mésenchymateux que cette cavité renferme, et qui, cependant, sont d'une constatation assez aisée sur les coupes histologiques faites dans les échantillons convenablement fixés.

§ 6. — Conclusions.

Quel que soit le groupe, parmi les Ectoproctes marins, dans lequel on le considère, le système tégumentaire du bryozoïde adulte comprend un épithélium limitant la cavité générale, l'*endocyste* ou *épiderme*, recouvert extérieurement d'un appareil squelettique, à

structure variable, l'*ectocyste*. En relation avec ces téguments, il existe de nombreuses fibres musculaires reliant la paroi frontale aux parois latérales du bryozoïde, et constituant les *muscles pariétaux*.

L'*endocyste* est formé par un épithélium pavimenteux à caractères endothéliaux, dont les limites cellulaires ne se révèlent que sous l'action du nitrate d'argent.

L'ectocyste est *simple* chez tous les Cténostomes, tous les Cyclostomes et quelques Chéilostomes (*Aetea anguina, Scrupocellaria reptans, S. scruposa, Caberea Boryi, Bugula Sabatieri, B. avicularia, B. turbinata, B. calathus, B. neritina, Flustra securifrons, Membranipora pilosa* et *M. Flemingii*), où il est constitué par une membrane cuticulaire, gélatinoïde ou chitineuse (Cténostomes), ou bien imprégnée de calcaire (Cyclostomes et Chéilostomes). L'ectocyste est double, au contraire, dans la paroi frontale de toutes les autres espèces du sous-ordre des Chéilostomes que j'ai observées, et, probablement aussi, des espèces rangées par **Hincks** (80) dans les familles des *Microporellidæ*, *Porinidæ*, *Myriozoïdæ*, *Escharidæ* et *Celleporidæ ;* il est simple, cependant, sur les parois latérales et dorsale de ces mêmes espèces, sauf dans le genre *Retepora*, où l'ectocyste est encore double dans la paroi dorsale et dans les parois latérales du bryozoïde limitant les fenêtres du bryarium. Lorsque l'ectocyste est double, il comprend un feuillet cuticulaire externe, membraneux, l'*ectocyste proprement dit*, et un feuillet fortement imprégné de calcaire, interne, le *cryptocyste*, séparés l'un de l'autre par une cavité, l'*hypostège*, que tapisse un épithélium pavimenteux comparable à l'endocyste, et dans laquelle sont renfermés quelques éléments mésenchymateux et des leucocytes sphérulaires.

CHAPITRE IV

POLYPIDE

I. — Signification du terme : *Polypide*

Le terme de *polypide*, substitué par **Allmann** (56, p. 8) à celui de *polype* par lequel ses devanciers désignaient indistinctement le bryozoïde complet (*polypo-cystide* de **Nitsche**), ou seulement le tube digestif de ce dernier avec ses dépendances, a été depuis employé par les différents auteurs dans le sens restreint que lui a donné **Nitsche** (71) chez *Flustra membranacea*. Le polypide, dit-il (p. 247), comprend quatre parties principales : « 1° *dem Darmtractus ; 2° der Tentakelkrone ; 3° dem Nervencentrum ; 4° der Tentakelscheide* », et il limite cette dernière, dans sa portion distale, au pourtour de l'orifice zoécial, où elle est en continuité avec les parois du cystide.

Prouho (92) précise davantage la signification qu'il accorde au terme de polypide et s'exprime ainsi (p. 559) : « Sous la dénomination de *polypide*, nous comprendrons l'ensemble des organes digestifs, nerveux et musculaires, désigné ainsi par tous les auteurs. Si je conserve le terme *polypide*, tout en rejetant la théorie du polypocystide, c'est parce qu'il permet de désigner d'un seul mot un ensemble d'organes qui naissent tous d'une même ébauche et sont tous soumis au phénomène périodique de l'histolyse et du renouvellement. »

En quelques lignes, **Prouho** apporte deux notions nouvelles complétant très avantageusement, quoique d'une manière insuffisante, la signification que l'on doit attribuer au terme : polypide. C'est un ensemble d'organes digestifs, nerveux et musculaires, naissant tous d'une même ébauche (et je suppose que **Prouho** a désigné ainsi la double vésicule formant le rudiment polypidien, dans

le cystide comme dans le bourgeon), et étant tous soumis au phénomène périodique de l'histolyse. Bien que cet auteur n'indique pas quels sont les organes qui subissent périodiquement le phénomène de l'histolyse, nous pouvons, cependant, conclure de son étude sur le développement du polypide de *Flustrella hispida* (90, p. 447-452), et aussi, de ses observations sur la formation de l'orifice de la zoécie chez la *Pherusa tubulosa* (92, p. 565-567), que, sous la dénomination de polypide, on doit comprendre l'appareil digestif, le ganglion nerveux, les tentacules, la gaine tentaculaire, le muscle grand rétracteur et les divers muscles pariéto-vaginaux. Tous ces organes sont nettement distincts des parois zoéciales, à l'exception, toutefois, de la gaine tentaculaire dont il reste à indiquer les limites distales.

Suivant l'exemple de **Nitsche**, on décrit habituellement l'insertion distale de la gaine tentaculaire sur le pourtour de l'orifice zoécial, au niveau duquel ses parois constitutives se mettent en continuité avec celles du bryozoïde. Il y a donc lieu de préciser ce que l'on entend par orifice zoécial. Est-ce l'ouverture qui, ainsi qu'on s'accorde à le penser, donnant toujours passage au polypide, est constamment béante chez les Cyclostomes où elle est limitée par le bord supérieur des parois calcifiées du bryozoïde ; qui, chez la plupart des Chéilostomes (mais non chez tous), est fermée après la rétraction du polypide, par l'opercule ; et qui, chez tous les Cténostomes est située au centre de la collerette de soies, caractéristique de ce sous-ordre ? L'étude du développement du polypide et du mode de formation de l'orifice zoécial nous renseignera complètement à cet égard. Mais, puisqu'il s'agit de déterminer d'ores et déjà quels sont, dans le bryozoïde, les tissus qui appartiennent au polypide, je dois, par anticipation, ne reconnaître comme *orifice zoécial vrai* que celui présenté par les parois de l'oozoïde ou des blastozoïdes, au moment qui précède immédiatement la première dévagination du polypide, et qui correspond, dans la suite, à l'ouverture virtuelle ou réelle que présentent les parois du bryozoïde après l'invagination totale du polypide, après sa rétraction complète.

Cet orifice, qui correspond bien à l'ouverture operculée de la plupart des Chéilostomes, à l'ouverture circulaire, terminale et toujours béante des Cyclostomes, correspond encore à l'ouverture plus ou moins réduite, à bords diversement plissés, et par conséquent de forme variable suivant les espèces, que présentent les

bryozoïdes des Cténostomes et des différentes espèces du genre *Bugula*, parmi les Chéilostomes, quand le polypide est au repos. Il ne correspond absolument pas à l'ouverture placée au centre de la collerette de soies des Cténostomes, dont l'équivalent morpholo-

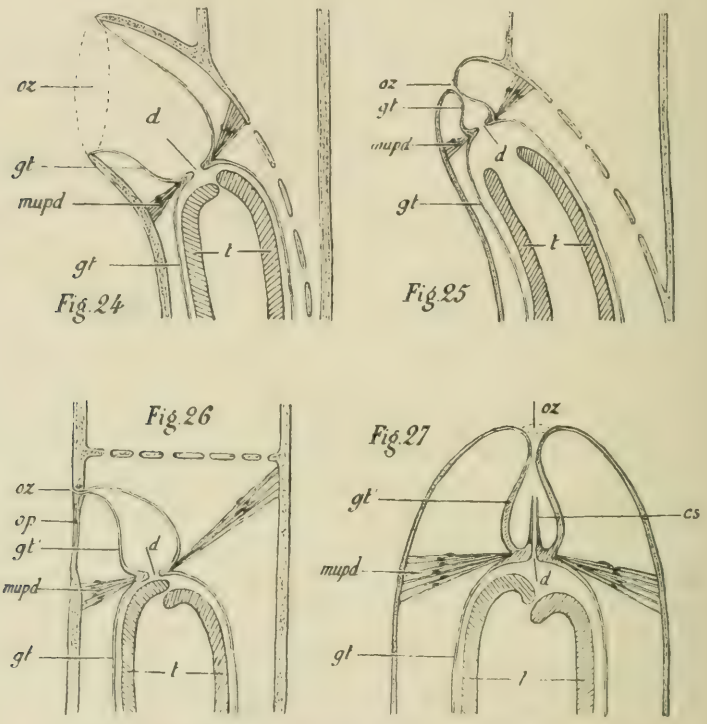


Fig. 24 à 27. — Schemes montrant les homologies existant entre les differentes parties de la région distale de la gaine tentaculaire.

Fig. 24. — Cyclostomes.

Fig. 25. — *Bugula*.

Fig. 26. — Chéilostomes *operculés*.

Fig. 27. — Cténostomes.

cs, collerette de soies ; *d*, orifice diaphragmatique ; *gt*, région sous-diaphragmatique de la gaine ; *gt'*, région sus-diaphragmatique de la gaine ; *mupd*, muscles pariéto-diaphragmatiques ; *op*, opercule ; *oz*, orifice zoécial ; *t*, tentacules.

gique est l'orifice diaphragmatique de la *Bugula Sabatieri*, que je vais indiquer comme constant dans tous les autres Ectoproctes.

Les figures 24 à 27 (du texte) représentent les relations de la gaine tentaculaire et des parois du bryozoïde dans leur région supérieure ou distale. Le rapprochement de ces quatre figures, dont

la forme demi-schématique ne supprime rien à la réalité des faits qui seront, d'ailleurs, exposés plus longuement et figurés plus exactement dans la suite, est d'une éloquence telle, qu'il est impossible de ne pas considérer l'ouverture terminale (*oz*) des Cténostomes (fig. 27) comme étant l'homologue de l'orifice zoécial proprement dit (*oz*) des Cyclostomes (fig. 24), des espèces du genre *Bugula* (fig. 25) et des Chéilostomes operculés (fig. 26). De même, on ne saurait considérer l'ouverture (*d*) placée au centre de la collerette de soies des Cténostomes (fig. 27), tant par les fibres musculaires circulaires qu'elle présente dans l'épaisseur des parois qui la limitent, que par les muscles (*mupd*) qui s'y insèrent, comme n'étant pas l'homologue de l'orifice diaphragmatique (*d*) des autres groupes (fig. 24-26). Or, le mode de formation de l'orifice zoécial montre que, dans la région comprise entre l'orifice zoécial vrai et l'orifice diaphragmatique, une faible partie, supérieure, dérive par invagination des parois du bryozoïde, tandis que l'autre partie, de beaucoup plus importante, provient de l'épaississement apical de la gaine tentaculaire. En un mot, la gaine tentaculaire ne s'insère pas directement sur le pourtour de l'orifice zoécial, tel que je l'ai défini, mais bien dans le voisinage de ce dernier, sur les parois du bryozoïde légèrement invaginées, et, dans tous les cas, au-dessus du diaphragme qui fait toujours partie de la gaine tentaculaire. Il est donc difficile de fixer d'une manière précise les limites de la gaine tentaculaire ; ses parois sont en continuité avec celles du bryozoïde et la structure des unes passe insensiblement à celle des autres, de manière à rendre toute délimitation impossible dans l'individu adulte.

Le phénomène de l'histolyse invoqué par **Prouho** dans la détermination des parties appartenant en propre au polypide, ne donne pas de résultats plus complets, car il est lui-même sujet à quelques variations.

Ainsi, par exemple, cet auteur signale (92, p. 567) la dégénérescence des muscles pariéto-vaginaux dans *Pherusa tubulosa*, et annonce qu'ils « sont remplacés par des muscles qui dérivent de l'ébauche du polypide de seconde formation ». Je ne contredirai pas l'exactitude d'un fait que j'ai observé moi-même dans la plupart des espèces chéilostomes et cténostomes que j'ai étudiées ; mais j'en rapprocherai seulement les observations suivantes : dans *Bowerbankia pustulosa, Amathia lendigera* et *A. semiconvoluta*, où l'embryon se développe dans la gaine tentaculaire du polypide dégénéré,

les muscles pariéto-vaginaux et les muscles pariéto-diaphragmatiques persistent pendant toute la durée de l'incubation ; ils survivent par conséquent au polypide.

Le caractère tiré de l'histolyse successive à la dégénérescence est donc en défaut et ne peut servir à caractériser le polypide. Il en est de même pour le caractère tiré de l'origine du polypide ; car, ainsi que je l'établirai plus loin, toute la partie sus-diaphragmatique de la gaine et la région diaphragmatique elle-même ne dérivent pas, comme semble le croire **Prouho**, du rudiment polypidien.

Il résulte de ces différents faits qu'il est difficile de baser une définition du polypide sur les caractères tirés du développement et de l'histolyse. Il me semble préférable de ne tenir compte que des relations anatomiques et de comprendre, sous le nom de polypide, non seulement les organes qui dérivent du rudiment polypidien, mais encore les régions diaphragmatique et sus-diaphragmatique de la gaine tentaculaire qui relient la gaine proprement dite à l'orifice zoécial.

La forme générale du polypide subit peu de modifications. Celles que l'on y constate se rapportent à la structure de quelques-unes de ses parties constitutives qui, cependant, ne diffèrent que bien peu de celles décrites dans la *Bugula Sabatieri*. J'apporterai donc à l'étude comparée du polypide dans la série des Ectoprocres marins, les mêmes subdivisions que dans la description du polypide de la *Bugula Sabatieri*, et j'examinerai successivement la structure des *tentacules*, de la *gaine tentaculaire*, du *lophophore*, de l'*œsophage*, de l'*estomac* et du *rectum*.

II. — Tentacules

§ 1er. — Généralités

Les *tentacules* sont régulièrement disposés à la face supérieure du lophophore, où ils entourent la bouche, vers laquelle ils convergent par leur bord interne. Ils constituent un cercle complet, et leur distribution sur le disque du lophophore justifie la dénomination de *couronne tentaculaire*, par laquelle on désigne généralement leur ensemble.

Le nombre des tentacules, variable d'une espèce à l'autre, peut encore varier dans les différents individus d'une même colonie, ainsi qu'on peut en juger par l'examen du tableau suivant, dans lequel se trouve indiqué le nombre des tentacules que peut posséder chacune des espèces que j'ai observées :

Désignation des espèces	Nombre des tentacules
Aetea anguina	12
Eucratea Lafontii	17-19
Scrupocellaria reptans	14-16
— *scruposa*	14-15
Caberea Boryi	12
Bugula Sabatieri	
Bugula avicularia	13-15
— *turbinata*	15-16
— *calathus*	15
— *neritina*	23
Cellaria salicornioïdes	14-15
— *fistulosa*	15
Tubucellaria opuntioïdes	24
Flustra securifrons	14
Membranipora pilosa	10-13
— *Rosselii*	15
— *Flemingii*	13
Microporella ciliata	13-14
— *Malusii*	14-15
— *Heckeli*	16
Chorizopora Brongnartii	
Schizoporella auriculata	23
Schizoporella unicornis	20-21
— *linearis* var. *hastata*	13
— *sanguinea*	15
Lepralia Pallasiana	16-17
— *pertusa*	18
— *foliacea*	16-17
Umbonula verrucosa	18-19
Retepora cellulosa	12
Cellepora pumicosa	17
— *avicularis*	16-17
Alcyonidium cellarioïdes	20-21
Flustrella hispida	28-30
Pherusa tubulosa	28-30
Vesicularia spinosa	8
Amathia semiconvoluta	8
— *lendigera*	8
Bowerbankia pustulosa	8
Cylindrœcium dilatatum	19
Crisia denticulata	8
Tubulipora flabellaris	11-12
Diastopora suborbicularis	8
Lichenopora hispida	10

Le plus généralement, la longueur des tentacules est en rapport avec celle des bryozoïdes. Dans *Aetea anguina*, *Eucratea Lafontii*, les *Bugules*, *Cellaria fistulosa* (Pl. VI, fig. 11, *t*) et *C. salicornioïdes*, *Flustra securifrons*, *Microporella Heckeli* (Pl. VII, fig. 1, *t*), *Flustrella hispida*, *Pherusa tubulosa*, *Cylindrœcium dilatatum* (Pl. VII, fig. 12, *t*) et tous les Cyclostomes, dont les zoécies sont tout au moins deux fois plus longues que larges, les tentacules sont longs eux-mêmes et dépassent souvent la moitié de la longueur du bryozoïde. Cette règle n'est cependant pas absolue et souffre d'assez nombreuses exceptions. Chez *Bowerbankia pustulosa* (Pl. VI, fig. 13, *t*), *Vesicularia spinosa*, *Amathia lendigera* et *A. semiconvoluta*, par exemple, dont les loges zoéciales sont relativement très allongées, les tenta-

cules sont courts et ne dépassent jamais le tiers de la longueur du bryozoïde. Enfin, ils sont d'une longueur moyenne dans les autres espèces et ont à peu près les deux cinquièmes de la longueur du bryozoïde.

Les dimensions en épaisseur sont aussi très variables. Toutefois, il semble qu'elles soient proportionnées aux dimensions mêmes de la cavité générale et en raison inverse du nombre des tentacules. Dans *Bowerbankia pustulosa*, *Amathia tendigera*, *A. semiconvoluta*, *Vesicularia spinosa*, dont les loges zoéciales sont grandes, les tentacules, peu nombreux, sont forts et trapus ; ils sont, au contraire, grêles chez *Aetea anguina* et *Eucratea Lafontii*, où les tentacules sont plus nombreux et les loges zoéciales moins spacieuses.

Sur le vivant, les tentacules ont l'aspect d'organes cylindriques, tubuleux, ciliés, terminés supérieurement par un contour arrondi. Sur les coupes, quelle que soit l'espèce considérée, ils ont une section transversale triangulaire, à base externe et à sommet interne.

Leur coloration est celle que possède le bryozoïde observé en masse. Dans *Scrupocellaria scruposa*, dont la teinte générale de la colonie est rosée, les tentacules possèdent une légère coloration rose. Chez *Bugula neritina*, où il existe un réseau pigmentaire donnant à la colonie une teinte foncée variant entre le brun-rouge et le vert-brunâtre, les tentacules sont colorés par le même pigment accumulé dans les cellules du bord tentaculaire externe. Dans *Amathia semiconvoluta*, la coloration générale de la colonie, jaune ou légèrement verdâtre, est due à l'existence de granulations pigmentées abondantes dans l'épithélium du bord tentaculaire externe, ainsi que dans les parois intestinales,

La structure des tentacules offre peu de variations, et, comme dans ceux de *Bugula Sabatieri* (p. 32-35), on peut toujours y distinguer un *épithélium externe*, une *membrane anhiste*, moyenne, et une *couche cellulaire interne*, limitant le *canal tentaculaire*.

§ 2. — Epithélium tentaculaire externe

Sur les sections transversales, l'*épithélium tentaculaire externe* se montre constitué par un certain nombre d'éléments cellulaires, à limites indistinctes, à l'exception, cependant, de quelques espèces telles que *Lepralia Pallasiana* (Pl. VI, fig. 3, *ete*), *Membranipora*

pilosa (Pl. VI, fig. 9, *ete*) et *Pherusa tubulosa* (Pl. VII, fig. 14, *ete*), dans lesquelles les contours cellulaires sont au moins partiellement accusés. Aussi, est-ce par le nombre de noyaux que l'on juge le plus souvent du nombre des cellules constitutives.

Le nombre des noyaux est variable, non pas d'une espèce à l'autre, mais bien sur les différentes coupes transversales de la série d'un même tentacule. Fréquemment, on en distingue huit (Pl. VII, fig. 11 *t* = *Alcyonidium cellarioïdes ;* Pl. VII, fig. 16, *ete* = *Crisia denticulata*), quelquefois, sept seulement (Pl. VII, fig. 5, *ete* = *Bowerbankia pustulosa*), ou bien un plus grand nombre, comme dans la section d'un tentacule de *Pherusa tubulosa* représentée par la figure 14 (Pl. VII) où on peut en compter neuf, et dans celle du tentacule de *Lepralia Pallasiana* représentée par la figure 3 (Pl. VI) où on en distingue dix.

Les figures 8 (Pl. VI) et 10 (Pl. VII) se rapportant, la première à *Membranipora pilosa*, la seconde à *Alcyonidium cellarioïdes*, sont la reproduction de coupes transversales dans la couronne tentaculaire ; elles montrent les principales variations que l'on constate dans le nombre des noyaux compris dans les sections de l'épithélium tentaculaire externe, et par conséquent, dans le nombre des cellules comprises dans ces mêmes sections. Au fait, ces variations ne se manifestent que sur les coupes minces des tentacules, et il n'en est pas de même sur les coupes transversales un peu épaisses (13 μ), où, le plus généralement, on distingue dix noyaux correspondant à dix cellules épithéliales externes. Parmi ces dernières, les unes, occupant le sommet du triangle tentaculaire (Pl. VI, fig. 3 et Pl. VII fig. 14, n_1, n_2, n_3), sont dites *internes*, d'autres, occupant les côtés (n_4, n_5, n_6, n_7), sont appelées *latérales ;* enfin, on désigne sous le qualificatif d'*externes*, celles qui occupent la base (n_8, n_9, n_{10}). Il existe donc, dans un tentacule, dix rangées longitudinales de cellules, dont trois sont *internes :* l'une, *médiane,* correspondant à n_1, et les deux autres, *latérales*, correspondant à n_2 et n_3 ; quatre sont *latérales :* deux, *supérieures* (n_4 et n_5) et deux, *inférieures* (n_6 et n_7) ; les trois autres sont *externes*, l'une, *médiane* (n_9) et les deux autres, *latérales* (n_8 et n_{10}).

Mais les dimensions et la forme des cellules constituant chacune de ces rangées de noms différents, ne sont pas les mêmes ; et tandis que les cellules des rangées impaires, *médiane-externe* et *médiane-interne,* sont très allongées, fusiformes, celles des autres rangées,

au contraire, ont une forme parallélipipédique plus ou moins régulière. De plus, les cellules n_2, n_3, n_4 et n_5 que l'on retrouve ensemble dans toutes les préparations, possèdent à peu près les mêmes dimensions longitudinales ; il n'en est pas de même des cellules n_1, n_6, n_7, n_8, n_9 et n_{10} qui, dans tous les cas, beaucoup plus raccourcies que les précédentes, ne se retrouvent sur la série des coupes d'un même tentacule qu'avec une certaine périodicité, variable pour chacune d'elles. Ainsi doit être expliqué le fait que le nombre des noyaux soit variable dans les différentes sections transversales d'un même tentacule.

Les coupes longitudinales (Pl. VI, fig. 2, *ete* = *Lepralia Pallasiana* ; Pl. VI, fig. 11 = *Cellaria fistulosa;* Pl. VII, fig. 1 = *Micropovella Heckeli* ; Pl. VII, fig. 12 = *Cylindræcium dilatatum* et Pl. VII, fig. 17, *ete* = *Crisia denticulata*) bien que peu explicatives, montrent, cependant, que les cellules occupant le bord interne des tentacules sont beaucoup plus rétrécies que celles qui en occupent le bord externe.

En dehors des différences que l'on peut constater dans la forme et dans les dimensions des cellules de l'épithélium tentaculaire externe, lorsque les membranes de ces dernières sont bien distinctes (Pl. VII, fig. 14, *ete* = *Pherusa tubulosa*), et dont on peut encore juger par l'écartement ou le rapprochement des noyaux dans les autres cas, on remarque aussi quelques particularités de structure dans le protoplasme et le noyau de ces différentes cellules. Le protoplasme des cellules internes est beaucoup plus granuleux que celui des autres éléments et se colore toujours plus vivement dans les diverses teintures plasmatiques. Quant aux noyaux, généralement de forme allongée sur le bord interne et sur les bords latéraux, ils sont, au contraire, arrondis sur le bord externe. Mais, tandis que les noyaux externes (Pl. VI, fig. 3, n_8, n_9, n_{10}) et les noyaux latéraux inférieurs (n_6, n_7) possèdent un réticulum chromatique assez lâche, dans les noyaux latéraux supérieurs (n_4, n_5), ce réseau présente une texture plus dense, qui s'accentue encore davantage dans les noyaux internes (n_1, n_2, n_3). Chez ceux-ci, les granulations chromatiques sont tellement nombreuses et tellement rapprochées les unes des autres que le noyau offre un aspect presque homogène, en même temps qu'une grande réfringence. Les tentacules de *Pherusa tubulosa* (Pl. VII, fig. 14) sont les seuls où je n'ai pas retrouvé complètement ces divers caractères. Le noyau

interne médian (n_1) et les deux noyaux latéraux supérieurs (n_2, n_3) y sont de forme arrondie, et le réseau chromatique du premier comme des derniers présente la texture lâche des noyaux latéraux inférieurs (n_6, n_7) ou des noyaux externes (n_8, n_9, n_{10}).

Enfin, parmi les cellules de l'épithélium tentaculaire externe, auquel la portion libre des membranes cellulaires forme un revêtement cuticulaire plus ou moins mince, mais continu, quelques-unes sont pourvues de cils vibratiles. Elles constituent des zones longitudinales ciliées dont le nombre et la situation, variables dans la série des Ectoproctes, sont cependant fixes pour la même espèce. La plupart des types que j'ai étudiés ne possèdent qu'une zone ciliée occupant le bord tentaculaire interne, ainsi que nous l'avons vu dans la *Bugula Sabatieri* et ainsi que je l'ai représenté pour *Lepralia Pallasiana* (Pl. VI, fig. 3) et pour *Crisia denticulata* (Pl. VII, fig. 15 b_3 et fig. 16). Dans *Bowerbankia pustulosa* (Pl. VII, fig. 5), *Amathia lendigera*, *A. semiconvoluta* et *Cellaria fistulosa*, chaque tentacule possède deux zones ciliées latérales. Dans *Pherusa tubulosa* (Pl. VII, fig. 14), *Flustrella hispida*, *Alcyonidium cellarioïdes* (Pl. VII, fig. 10 et 11) et *Membranipora pilosa* (Pl. VI, fig. 9), le nombre de ces zones est de trois : l'une, interne, et les deux autres, latérales. Il est difficile de préciser le nombre des cils vibratiles portés par chacune des cellules faisant partie de ces bandes ciliées, en même temps que les cellules qui entrent dans la constitution de ces dernières. Dans les préparations, ces cils se montrent agglutinés sous l'action des réactifs, et il devient impossible de les compter, de même qu'il est difficile de fixer dans tous les cas, les cellules sur la membrane desquelles ils sont insérés.

A la partie terminale du tentacule, vers son extrémité distale, l'épithélium tentaculaire externe ne comprend dans les sections transversales qu'un nombre de plus en plus restreint d'éléments et, tout à fait à l'extrémité, il n'y a plus que quatre cellules disposées crucialement, tout comme dans les tentacules de la *Bugula Sabatieri*. A la partie inférieure, à son extrémité proximale, l'épithélium externe (*ete*) du bord tentaculaire interne passe sans transition marquée à l'épithélium pharyngien (Pl. VI, fig. 2 et 11, et Pl. VII, fig. 1. 12 et 17, *ph*) ; celui des bords latéraux se replie à la hauteur du lophophore et se continue avec celui du bord latéral en regard du tentacule voisin ; enfin, celui du bord externe s'infléchit

à son tour, et se continue avec l'épithélium externe de la gaine tentaculaire (Pl. VI, fig. 2 et Pl. VII, fig. 7, *ege*).

§ 3. — Membrane anhiste tentaculaire.

La *membrane intermédiaire* du tentacule, celle qui sépare l'épithélium externe de la couche cellulaire interne, est une membrane sans structure, anhiste (Pl. VI, fig. 2, 3, 8-10 et Pl. VII, fig. 5, 7, 11, 14 et 17, *met*). Elle se colore légèrement en rose dans les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine, et se distingue par là très nettement de l'épithélium tentaculaire externe (*ete*) et de la couche cellulaire interne (*eti*) qui offrent une coloration plutôt violacée. Elle est continue sur toute la longueur du tentacule, formant un véritable tube terminé en cæcum à l'extrémité distale et s'ouvrant dans le canal circulaire péri-pharyngien à l'extrémité proximale. Son épaisseur est variable dans les différentes espèces et dans un même tentacule suivant les points où on la considère. Sa face profonde est unie, régulière ; la face périphérique peut présenter des prolongements sous forme d'arêtes, s'engageant entre les diverses cellules de l'épithélium tentaculaire externe (Pl. VII, fig. 14, *met*). Sur le vivant, lorsque le polypide est dévaginé à l'extérieur, on peut observer cette membrane intermédiaire et en saisir la nature élastique. Les tentacules, en effet, se déplacent dans l'eau ambiante, se contractent plus ou moins sur eux-mêmes, sans que le reste du polypide prenne part à leurs contractions. On remarque alors, à la surface des tentacules, un plissement de l'épithélium tentaculaire externe, quelquefois assez prononcé, tandis que la membrane anhiste qui ne prend pas part à ce plissement, se montre un peu plus épaisse que lorsque le tentacule est à l'état d'extension. C'est donc que la membrane anhiste est élastique.

§ 4. — Couche cellulaire interne.

La *couche cellulaire interne* qui limite le canal tentaculaire, forme un revêtement continu à la face interne de la membrane anhiste. Sur les coupes transversales (Pl. VI, fig. 3, 8 et 9 ; Pl. VII, fig. 5, 11, 14-16 — *eti*), comme sur les coupes longitudinales des tentacules (Pl. VI, fig. 2 et 11 ; Pl. VII, fig. 1, 9, 12 et 17 — *eti*), elle offre une structure simple. Elle est constituée par une mince zone

de protoplasme étroitement appliquée contre la membrane anhiste, présentant dans son épaisseur des noyaux de forme plus ou moins allongée, les uns plus que les autres. Ces noyaux sont, en effet, de deux sortes : les uns, ovoïdes, les autres un peu plus petits et beaucoup plus étirés.

Comme la membrane anhiste qu'elle tapisse intérieurement, la couche cellulaire interne se continue dans le canal circulaire où viennent s'ouvrir les différents canaux tentaculaires.

§ 5. — Canal tentaculaire.

Le *canal tentaculaire* (mêmes figures que précédemment, *ct*) s'étend sur toute la longueur du tentacule, formant comme une sorte de diverticule, très allongé, de la cavité du canal circulaire. La forme en est irrégulièrement cylindrique par suite des saillies que constituent dans sa cavité, les noyaux de la couche cellulaire interne qui le limite.

Sur le vivant, et aussi sur les coupes, il n'est pas rare de trouver dans la cavité des canaux tentaculaires des leucocytes plus ou moins nombreux, se déplaçant sous l'action des fluctuations du liquide de la cavité générale avec laquelle les canaux tentaculaires sont en relation par l'intermédiaire du canal circulaire.

§ 6. — Historique.

Un épithélium tentaculaire externe, à limites cellulaires le plus souvent indistinctes, une membrane élastique, anhiste, intermédiaire, une mince couche de protoplasme continue, renfermant deux sortes de noyaux, les uns ovoïdes, les autres très allongés et limitant une cavité axiale, la cavité tentaculaire, telle est la structure que présentent les tentacules des espèces que j'ai observées. Telle n'est pas, cependant, la structure que les auteurs s'accordent généralement à leur reconnaître.

Pour **Van Beneden** (45, p. 9 et 10), dans *Laguncula (= Farella) repens,* les tentacules, non rétractiles, sont creusés d'une cavité communiquant avec « le grand espace rempli de liquide au milieu duquel baigne le canal intestinal » ; ils sont pourvus chacun de deux fibres de nature musculaire formant deux cordons, l'un abducteur, l'autre adducteur.

Nitsche (71, p. 429 et 430) donne des renseignements plus complets sur la constitution des tentacules de *Flustra membranacea*, Linné. Les tentacules sont des formations tubuleuses à cavité limitée par une membrane homogène, revêtue elle-même d'un épithélium cilié comprenant neuf cellules dans les sections transversales et quelquefois onze. Cet auteur ajoute : « Der Innenvand des homogenen Schlauches angelagert kann man mitunter noch strang- oder faserähnliche Gebilde erkennen ».

Salensky (74) constate, le premier, sur des espèces transparentes (*Bugula plumosa* et *B. neritina*), l'existence d'un revêtement cellulaire limitant le canal tentaculaire, et par suite, chaque tentacule comprend, pour cet auteur : un épithélium externe, une membrane homogène et un épithélium interne.

Pour **Vigelius** (83-84), les tentacules de *Flustra membranaceo-truncata*, Smitt, sont constitués par une membrane fondamentale pourvue de noyaux et de fibres musculaires, supportant extérieurement huit rangées de cellules épithéliales, dont les latérales seules sont ciliées.

Pour **Pergens** (89, p. 527 et 528), dans *Crisia*, *Myriozoum truncatum*, et *Microporella Malusii*, les tentacules comprennent un épithélium externe formé par huit rangées longitudinales de cellules symétriquement disposées, dont les deux internes et les deux latérales sont pourvues de cils, formant, par suite, trois groupes distincts. Ils sont creux, revêtus d'un tissu parenchymateux lâche, et possèdent des muscles longitudinaux et transversaux.

§ 7. — Discussion

Il résulte donc que **Salensky, Vigelius** et **Pergens** reconnaissent dans les tentacules la superposition de trois couches bien distinctes : un épithélium externe, une membrane homogène et une couche cellulaire interne. Les différences que l'on constate dans les opinions de ces auteurs, résident seulement dans le nombre des rangées cellulaires longitudinales entrant dans la constitution de l'épithélium externe, et, à l'exception de **Salensky**, tous signalent l'existence de fibres musculaires.

Quant au nombre des rangées cellulaires dont le revêtement épithélial externe des tentacules est formé, je crois avoir déjà suffisamment insisté sur la structure de cet épithélium pour qu'il soit

encore utile d'expliquer la variété relevée dans les opinions de ces auteurs. Elle repose, évidemment, sur le fait que ces derniers n'ont pas comparé entre elles les coupes transversales successives d'un même tentacule, et qu'ils ont simplement établi le nombre de rangées d'après celui des cellules qui est le plus fréquent dans les préparations.

Il n'en sera pas de même en ce qui regarde les fibres musculaires signalées par **Nitsche, Vigelius, Freese** et **Pergens**. Sans vouloir en nier absolument l'existence dans *Membranipora membranacea, Flustra membranaceo-truncata* et *Myriozoum truncatum*, espèces que je n'ai pas observées, je crois cependant devoir reconnaître qu'il y a eu quelque peu d'exagération de la part de ces auteurs, et, en particulier, pour ce qui concerne les fibres musculaires des tentacules de *Membranipora pilosa*, *Crisia denticulata* et *Microporella Malusii*, où **Freese** et **Pergens** les ont signalées. Dans aucune de ces trois dernières espèces, comme, d'ailleurs, dans toutes celles que j'ai étudiées, je n'ai jamais constaté, soit sur le vivant, soit sur les coupes transversales ou longitudinales des tentacules, la présence dans la couche cellulaire interne, d'éléments histologiques auxquels la dénomination de fibres musculaires aurait pu être appliquée. **Freese** (88) décrit (p. 22-25) dans *Membranipora pilosa* des fibres musculaires longitudinales qu'il représente, dans la figure 12, A et B de la Pl. I, au nombre de sept ou de huit sur une même section transversale, régulièrement distribuées à la face profonde de la membrane homogène intermédiaire. J'avoue n'avoir jamais rencontré de semblables dispositions dans les nombreuses coupes de tentacules opérées dans plusieurs échantillons de cette espèce. Cependant, sur ces coupes, j'ai fort bien remarqué au sein de la zone protoplasmique revêtant intérieurement la membrane homogène, un et quelquefois deux petits noyaux en même temps que deux ou trois noyaux plus volumineux. Sans aucun doute, ces petits noyaux appartiennent à des éléments différents de ceux auxquels appartiennent les noyaux à dimensions plus grandes, et, selon toute probabilité, il existe dans les éléments constitutifs de la couche interne, un commencement de différenciation musculaire que les réactifs colorants ne décèlent pas et qui ne se manifeste que par le grand allongement du noyau. On retrouve, d'ailleurs, des dispositions à peu près semblables, quoique un peu plus accusées, dans le revêtement externe de l'estomac, et, cependant,

on ne peut confondre ces éléments contractiles, ou peut-être simplement élastiques, avec les fibres musculaires péri-pharyngiennes et péri-œsophagiennes, ou bien encore, avec celles qui constituent la tunique musculaire du gésier dans les espèces où cet organe existe. Sur les préparations colorées à l'hématoxyline et à l'éosine, après fixation par un des réactifs permettant cette double coloration, tel que le liquide de Roule, si les petits noyaux de la couche cellulaire interne des tentacules étaient simplement la section de fibres musculaires longitudinales, ils devraient posséder la coloration rose de l'éosine qui trancherait ainsi sur la couleur violacée de la substance protoplasmique fondamentale. Or, il n'en est rien, et petits noyaux et gros noyaux se montrent également colorés en violet par l'hématoxyline. Et d'ailleurs, en supposant qu'il en fût ainsi, on devrait retrouver dans la succession des coupes de la même série d'un tentacule les mêmes sections et avec les mêmes rapports de situation, ce qui n'a pas lieu.

§ 8. — Conclusions

Des différents faits précédents, on peut conclure que dans les Ectoprocites marins, les tentacules sont constitués par un *épithélium externe* et une *couche cellulaire interne*, séparés l'un de l'autre par une *membrane anhiste*. La couche cellulaire interne limite une cavité axiale, le *canal tentaculaire*.

L'*épithélium externe* est formé de dix rangées longitudinales de cellules, dont la forme et les dimensions, à peu près identiques pour toutes les cellules d'une même rangée, varient d'une rangée à l'autre. Ces cellules sont revêtues extérieurement par une mince cuticule portant des cils vibratiles, dont la distribution régulière est constante pour la même espèce, mais variable d'une espèce à l'autre et sans distinction de groupes. Il y a, le plus généralement, une rangée de cils vibratiles (*Bugula Sabatieri*, *Lepralia Pallasiana*, *Crisia denticulata*, etc.) occupant toute la longueur du bord tentaculaire externe ; moins souvent, il existe deux rangées longitudinales de ces cils occupant les bords latéraux des tentacules (*Bowerbankia pustulosa*, *Amathia lendigera*, *Cellaria fistulosa*, etc.); enfin, plus rarement encore, les tentacules possèdent trois rangées de cils, l'une interne, occupant toute la longueur du bord interne, les deux autres, latérales, occupant toute la longueur des bords

latéraux (*Pherusa tubulosa*, *Flustrella hispida*, *Membranipora pilosa*, etc.)

La *membrane anhiste*, confondue avec les membranes cellulaires profondes de l'épithélium tentaculaire, est susceptible d'une certaine élasticité.

La *couche cellulaire interne* est constituée par une mince couche de protoplasme dans laquelle on ne distingue aucune limite cellulaire, mais qui renferme, cependant, des noyaux allongés de deux sortes : les uns, assez gros, formant saillie dans la cavité du canal tentaculaire ; les autres, petits et beaucoup plus étirés que les précédents. Il n'existe pas de fibres musculaires dans l'épaisseur de cette couche ; mais, peut-être, faut-il considérer les petits noyaux comme appartenant à un système de fibrilles non complètement différenciées.

Le *canal tentaculaire*, terminé en cul-de-sac à l'extrémité supérieure ou distale du tentacule, s'ouvre inférieurement dans le canal circulaire et, par l'intermédiaire de ce dernier, communique avec la cavité générale.

III. — Organe intertentaculaire

Il faut encore comprendre dans l'étude de la couronne tentaculaire un organe spécial, l'*organe intertentaculaire*, n'existant que chez quelques espèces, où il n'apparaît, d'ailleurs, qu'au moment de la reproduction pour servir à l'évacuation des œufs. Signalé pour la première fois par **Farre** (37) chez *Membranipora pilosa*, sous le nom de « *flaskshaped body* », il a été trouvé depuis par **Hincks** (51-80) dans l'*Alcyonidium mytili* et la *Membranipora membranacea*, qui l'a appelé « *intertentacular organ* », et par **Prouho** (92) dans *Alcyonidium duplex* et *Alcyonidium albidum ;* enfin, personnellement, j'en ai constaté la présence dans *Membranipora pilosa* (Pl. VI, fig. 7, *oit*) et *Alcyonidium cellarioïdes*

§ 1er. — Structure

C'est un organe tubulaire, légèrement étranglé dans le tiers supérieur, s'ouvrant inférieurement dans la cavité générale, et supérieurement, dans la cavité de la gaine tentaculaire. Il est porté par le

lophophore et est situé entre les deux tentacules placés immédiatement au-dessus du ganglion nerveux, auxquels il est accolé sur toute sa longueur, par une partie plus ou moins grande de ses faces latérales ; il offre donc deux faces libres, l'une interne, et l'autre externe, par rapport à la cavité de la couronne tentaculaire. Sa cavité présente deux régions distinctes : l'une, inférieure, ovoïde, allongée (Pl. VI, fig. 10, *i*), l'autre, supérieure, infundibulaire (Pl. VI, fig. 10, *s*), séparées entre elles par le rétrécissement que forme l'étranglement déjà signalé. Son orifice inférieur (*oi*), situé au niveau inférieur du canal circulaire, a la forme d'un cœur renversé; l'orifice supérieur, beaucoup plus grand que le précédent, est aussi cordiforme.

La structure de l'organe intertentaculaire est simple : un épithélium cilié limitant la cavité, recouvert sur sa face libre interne, seulement, par une deuxième couche cellulaire. L'épithélium cilié est formé en partie et directement par l'épithélium externe des faces latérales des tentacules, entre lesquels l'organe est situé, et en partie par une expansion de cet épithélium externe formant ses deux faces libres (Pl. VI, fig. 8 et Pl. VII, fig. 10 et 11, *oit*). La deuxième couche cellulaire est formée à son tour par une expansion de l'épithélium externe du bord interne des deux tentacules (v. mêmes figures). Les caractères de l'épithélium cilié sont différents suivant la région de l'organe à laquelle il appartient. Dans la partie inférieure, où on ne distingue que très imparfaitement les limites cellulaires, il semble formé par une masse commune de protoplasme finement granuleux, comprenant des noyaux arrondis ou légèrement allongés (Pl. VI, fig. 8 et 10 ; Pl. VII, fig. 11). Dans la partie supérieure, au contraire, les éléments épithéliaux dont la forme cylindrique s'atténue au voisinage de l'orifice terminal, sont nettement distincts les uns des autres, et renferment un protoplasme peu granuleux, presque hyalin, dans lequel se trouve un noyau allongé, occupant la partie profonde de la cellule. La cuticule qui les recouvre est un peu plus épaisse que dans la région inférieure et les cils qu'elle porte, paraissent y être eux-mêmes plus vigoureux. Quant à la couche cellulaire externe, elle est formée d'un protoplasme riche en granulations, dans lequel baignent des noyaux, sans qu'il existe entre eux des limites cellulaires apparentes. Inférieurement, l'épithélium cilié passe à l'épithélium externe de la gaine tentaculaire et à celui du pharynx ; supérieurement, il est limité sur les faces libres

de l'organe, tandis qu'il se continue avec l'épithélium tentaculaire externe sur les faces latérales ; enfin, la couche cellulaire externe ne s'étend pas au-delà de la face libre interne de l'organe intertentaculaire.

§ 2. Historique et Discussion

Pour **Prouho**, qui est le seul auteur s'étant occupé de la structure de l'organe intertentaculaire, les parois de ce dernier seraient « formées de deux couches cellulaires : l'une externe, très mince, dont » les cellules extrêmement plates sont identiques à celles du revêtement de la gaine tentaculaire ; l'autre, interne, composée de » cellules toutes ciliées, plus hautes que larges, formant un épais » épithélium vibratile » (92, p. 588).

Il semble donc exister une certaine contradiction entre les faits que je viens d'exposer et ceux décrits par **Prouho**, et il y a lieu de se demander si la couche cellulaire externe de l'organe intertentaculaire forme un revêtement complet à l'épithélium cilié. Ma réponse est négative et je suppose que la couche cellulaire externe, représentée par **Prouho** dans la figure 52 (Pl. XXVIII), sur la face libre externe de l'organe intertentaculaire de l'*Alcyonidium duplex*, a été simplement confondue avec la gaine tentaculaire qui, sur beaucoup de coupes, se montre tellement rapprochée des tentacules et de l'organe intertentaculaire, que la distinction en devient difficile. D'ailleurs, **Prouho** ne représente pas cette couche cellulaire complète dans les figures 48 et 49 (Pl. XXVIII) se rapportant à *Membranipora pilosa*. Et si cette couche cellulaire constituait un revêtement continu, comment expliquer, alors, la formation de l'organe intertentaculaire? Les auteurs ne donnent pas de renseignements à cet égard, et les descriptions qu'ils font de cet organe sont empreintes d'une certaine réserve quand il s'agit d'en indiquer les relations avec les tentacules voisins : « The organ is closely uni- » ted to the sides of the tentacles.... », ainsi s'exprime **Hincks** (80-p. LXXXIX), et c'est la seule indication que l'on possède.

§ 3. — Conclusions

Je n'aurai pas les mêmes hésitations que mes devanciers et je conclurai en disant que l'organe intertentaculaire, loin d'être un organe indépendant, est formé, au contraire, par la réunion des

faces latérales en regard de deux tentacules voisins, au moyen de deux expansions, l'une interne et l'autre externe, de l'épithélium externe des faces latérales de ces tentacules. Ces expansions constituent les faces libres de l'organe intertentaculaire et en complètent la cavité. L'épithélium externe du bord tentaculaire interne fournit aussi une expansion qui, réunissant les deux tentacules, constitue le deuxième feuillet cellulaire de la face libre, interne, de l'organe intertentaculaire.

IV. — Gaine tentaculaire

La gaine tentaculaire, avons-nous vu (p. 181), doit être considérée comme se continuant avec les parois du bryozoïde sur le pourtour de l'orifice zoécial proprement dit. Elle s'insère proximalement à la base des tentacules, au niveau supérieur du canal circulaire. Elle constitue un cylindre membraneux, renfermant les tentacules lorque le polypide est à l'état de repos, dans lequel j'ai déjà signalé un étranglement supérieur que j'ai désigné, après **Nitsche** (71), sous le nom de *diaphragme*. La gaine tentaculaire (Pl. VI, fig. 1, 7 et 13, *gt*) se trouve ainsi subdivisée en régions bien distinctes : une *région sous-diaphragmatique* et une *région sus-diaphragmatique*, séparées l'une de l'autre par une troisième région, la *région diaphragmatique*. Une structure particulière correspondant à chacune de ces parties, il sera fait une étude distincte de chacune de ces trois régions.

§ 1er. — Région vaginale sous-diaphragmatique

Je n'aurai que bien peu à ajouter à ce que j'en ai déjà dit à propos de la gaine tentaculaire de *Bugula Sabatieri* (p. 35-37), et que je pourrais répéter pour chacune des espèces que j'ai observées.

Cette partie de la gaine tentaculaire, à laquelle on peut donner encore le nom de *gaine tentaculaire proprement dite*, en ce que c'est dans sa cavité que se trouvent logés les tentacules lorsque le polypide est invaginé, cette région vaginale sous-diaphragmatique (*gt*) se présente sur les coupes longitudinales Pl. VI, fig. 11 = *Cellaria fistulosa ;* Pl. VII, fig. 1 = *Microporella Heckeli ;* fig. 12 =

Cylindræcium dilatatum, et fig. 17 = *Crisia denticulata*), et sur les coupes transversales (Pl. VII, fig. 15 = *Crisia denticulata*), sous la forme d'une fine membrane, sur les deux faces de laquelle reposent des noyaux cellulaires faisant légèrement hernie à la surface.

A l'aide d'assez forts grossissements (obj. F, ocul. 2 ou 4 de Zeiss), on constate que la structure de la gaine n'est plus aussi simple qu'elle le paraissait tout d'abord. On y distingue très aisément une membrane anhiste, sur chacune des faces de laquelle repose une couche d'éléments cellulaires (Pl. VI, fig. 2.). L'une de ces deux couches (*ege*), extérieure par rapport à la cavité générale du bryozoïde, mais intérieure par rapport à la cavité même de la gaine, est constituée par une mince zone de protoplasme fondamental dans lequel se montrent de distance en distance des noyaux cellulaires ; c'est elle que l'on désigne habituellement sous le nom d'*épithélium externe de la gaine tentaculaire*. Les limites cellulaires y font défaut et il faut recourir aux imprégnations sur les espèces transparentes, pour déterminer la forme des éléments qui composent cet épithélium. La figure 28 du texte représente une partie de l'épithélium externe de la gaine tentaculaire d'un polypide de *Membranipora pilosa* traité par le nitrate d'argent ; c'est un épithélium pavimenteux dont les cellules ont un contour polygonal assez régulier.

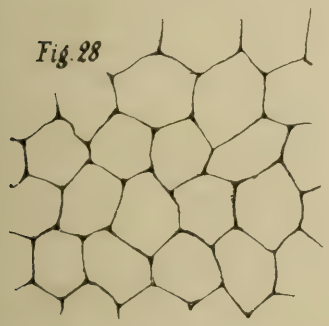


Fig. 28. — *Epithélium externe de la gaine tentaculaire de* Membranipora pilosa (Imprégnation).

La *couche cellulaire interne* (Pl. VI, fig. 2, *egi*), celle qui baigne directement dans le liquide de la cavité générale et qui pourrait être qualifiée d'externe par rapport à la cavité de la gaine tentaculaire (le polypide étant au repos), possède une structure beaucoup plus complexe et plus difficile à établir. Cependant, par la comparaison des coupes longitudinales, transversales et tangentielles, on parvient à lui reconnaître la structure que nous avons observée dans la *Bugula Sabatieri* et que l'on peut toujours constater sur le vivant dans toutes les espèces, à chacune des dévaginations du polypide. Les éléments qui constituent cette couche sont de trois sortes : des *fibres musculaires circulaires*, des *fibres musculaires longitudinales*,

et des *éléments cellulaires* simples. Les fibres musculaires circulaires reposent directement sur la membrane anhiste : elles sont disposées parallèlement les unes aux autres le long de la gaine et à des distances à peu près égales, sauf vers les deux extrémités de cette dernière où elles sont de plus en plus rapprochées. Les fibres musculaires longitudinales et les éléments cellulaires qui complètent la couche tentaculaire interne, paraissent constituer un plan unique placé immédiatement au-dessus des fibres circulaires. Ce sont des cellules losangiformes, allongées, dont les contours se révèlent par une coloration en masse au vert de méthyle, au carmin de Schneider ou à l'éosine après fixation par le liquide de Roule (Pl. VI, fig. 1), mais qui ne s'imprègne pas par le nitrate d'argent ; chacune d'elles possède un noyau assez volumineux, ovoïde, placé à peu près à égale distance des deux extrémités. Les fibres musculaires longitudinales se distinguent aussi dans ces préparations colorées, s'étendant d'une extrémité à l'autre de la gaine et parallèlement les unes aux autres, délimitant ainsi des intervalles occupés par les cellules losangiformes. Par leur extrémité inférieure, ces fibres s'insèrent sur la membrane anhiste, qui revêt extérieurement le canal circulaire et dans sa partie supérieure, tandis que par leur extrémité supérieure, elles s'insèrent sur le diaphragme.

Chez les Cténostomes, il n'en est pas autrement. Dans les Chéilostomes et dans les Cyclostomes, toutes les fibres musculaires longitudinales n'accompagnent pas la gaine jusqu'au niveau diaphragmatique ; un certain nombre d'entre elles deviennent indépendantes de la gaine à la hauteur du tiers supérieur environ, et entraînant avec elles quelques cellules losangiformes, elles se groupent, se portent contre les diverses parois zoéciales où elles s'insèrent, et constituent les *bandes musculaires pariéto-vaginales* de **Nistche**.

La partie sous-diaphragmatique de la gaine tentaculaire des Cténostomes est donc dépourvue des bandes musculaires pariéto-vaginales. Celles-ci se retrouvent sur les coupes des Cyclostomes et des Chéilostomes, et, autant qu'on peut en juger sur de semblables préparations, les dispositions générales paraissent être les mêmes dans ces deux groupes.

Dans les différentes espèces du genre *Bugula*, où les observations sont facilitées par la transparence de l'ectocyste, la musculature pariéto-vaginale comprend, comme dans la *Bugula Sabatieri*, huit

bandes musculaires dont deux frontales, quatre latérales, deux de chaque côté, et deux dorsales.

Dans *Membranipora pilosa* (fig. 29 et 30 du texte) — où elle peut être observée par simple transparence sur les deux faces du bryozoïde, après avoir détaché, à l'aide d'un scalpel, une partie de la colonie de son substratum —, dans *Lepralia Pallasiana* (Pl. VI, fig. 1) — où on ne peut l'examiner qu'après décalcification et coloration successives — la musculature pariéto-vaginale est encore

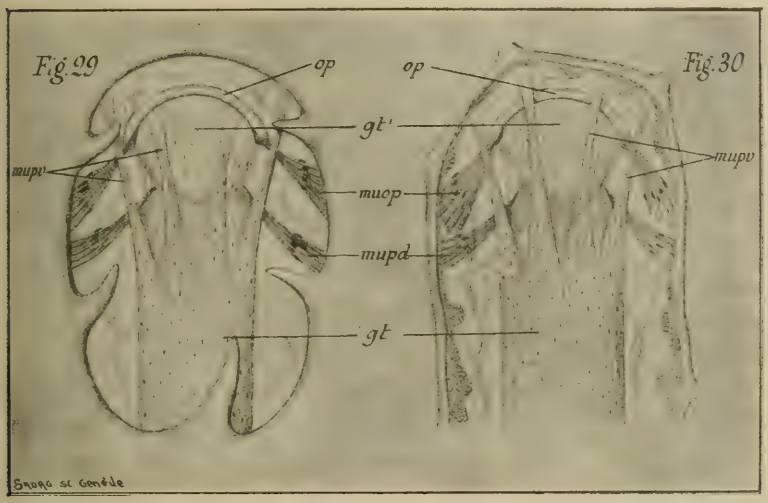


Fig. 29 et 30. — *Musculature operculaire et pariéto-vaginale de* Membranipora pilosa (fig. 29, face frontale ; fig. 30, face dorsale) : *gt*, région sous-diaphragmatique de la gaine tentaculaire : *gt'*, région sus-diaphragmatique : *muop*, muscles operculaires : *mupd*, muscles pariéto-diaphragmatiques : *mupv*, bandes musculaires pariéto-vaginales ; *op*, opercule.

constituée par quatre paires de bandes musculaires, réparties de la même manière que chez les Bugules, en paire frontale, paires latérales et paire dorsale.

Chez *Membranipora pilosa* (fig. 29 du texte) les bandes frontales se dirigent en haut et en avant et se portent sur le cadre operculaire où elles s'insèrent. Dans *Lepralia Pallasiana* (Pl. VI, fig. 1), ces mêmes bandes musculaires pariéto-vaginales (*mupv*), se dirigent d'abord en avant, mais elles se réfléchissent bientôt après en haut et en arrière, et vont se fixer sur le léger épaississement de la charnière. Quant aux autres bandes, elles ont le même mode d'in-

sertion dans les deux espèces : les deux dorsales se terminent distalement de chaque côté et en haut de la paroi dorsale du bryozoïde : les deux latérales, paires, s'insèrent sur la partie supérieure de chacune des deux faces latérales (Pl. VI, fig. 1, *mupv*$_2$ et *mupv*$_3$).

Il résulte donc de ces dispositions que la musculature pariéto-vaginale présente à peu près les mêmes caractères chez les Chéilostomes à orifice zoécial bugularien et chez les Chéilostomes operculés. Il n'y a pas de doute, pour moi, qu'il n'en soit de même dans les Cyclostomes où, comme dans les Chéilostomes, la partie sous-diaphragmatique de la gaine tentaculaire doit posséder aussi quatre paires de bandes musculaires pariéto-vaginales.

Sur les coupes histologiques, la structure de ces bandes est loin d'être comparable à celle qu'elles présentent lorsqu'on les observe sur le vivant ; les fibres musculaires se séparent des cellules losangiques et, comme dans la *Bugula Sabatieri*, on retrouve seulement les fibres colorées en rose avec leurs relations normales, tandis que les cellules se montrent ramassées sur elles-mêmes, sphériques, avec une coloration violacée, soit situées sur le trajet des fibres, soit dans leur voisinage.

§ 2. — Organe glandulaire vaginal

Dans quelques espèces de Chéilostomes (*Lepralia Pallasiana*, *L. pertusa*, *Schizoporella sanguinea*, *S. linearis*, *Relepora cellulosa*, *Cellepora avicularis* et *C. pumicosa*), j'ai constaté l'existence de chaque côté de la gaine tentaculaire, d'un organe piriforme, allongé, suspendu aux parois de cette dernière, un peu au-dessous du diaphragme (Pl. VI, fig. 1, *glv*). Cet organe, pair, qu'**Ostroumoff** (86) a signalé pour la première fois dans *Lepralia Pallasiana*, est un organe glandulaire pourvu d'une cavité axiale dont les parois sont formées d'un épithélium interne et d'un revêtement cellulaire externe, très mince, formé par un prolongement de la couche cellulaire interne de la gaine.

La figure 5 (Pl. VI) représente une coupe de cet organe, longitudinale en *a*, transversale en *b*, dans *Lepralia Pallasiana*. La figure 12 (Pl. VI) représente une coupe longitudinale du même organe dans *Cellepora pumicosa*, et on peut y remarquer le massif cellulaire formé par le revêtement externe, qui n'existe dans aucune autre espèce. Dans les deux cas, cependant, l'épithélium interne

offre la même structure ; il est composé de grosses cellules cylindriques, à bord périphérique arrondi et à protoplasme grossièrement granuleux, dont les dimensions en hauteur diminuent graduellement au fur et à mesure qu'elles se rapprochent de la gaine tentaculaire, avec l'épithélium externe de laquelle elles se continuent. La cavité, petite, est le plus souvent occupée par la sécrétion glandulaire, dont la coloration est violacée sur les préparations colorées par l'hématoxyline et l'éosine.

§ 3. — Région diaphragmatique

Signalé pour la première fois par **Nitsche** (71) dans *Flustra* (Membranipora) *membranacea*, le *diaphragme* (Pl. VI, fig. 1 = *Lepralia Pallasiana*, fig. 7 = *Membranipora pilosa*, fig. 13 = *Bowerbankia pustulosa* — *d*) possède une structure bien peu différente de celle de la gaine tentaculaire proprement dite. Il n'est même qu'une partie de cette dernière, dans laquelle les dispositions musculaires sont exagérées.

Comme dans la région sous-diaphragmatique, en effet, la région du diaphragme comprend un *épithélium externe* limitant l'*orifice diaphragmatique*, une *membrane anhiste*, un *plan de fibres musculaires circulaires* et une *couche d'éléments cellulaires losangiformes* dans laquelle aboutissent les terminaisons distales des fibres longitudinales de la gaine proprement dite. Mais, tandis que dans celle-ci les fibres circulaires sont relativement éloignées les unes des autres, elles sont très rapprochées, au contraire, dans le diaphragme où elles constituent un muscle constricteur, un sphincter très puissant. De même, sur la membrane anhiste du diaphragme s'insèrent un certain nombre de fibres musculaires qui se portent distalement contre les parois du bryozoïde, et forment les *muscles pariéto-diaphragmatiques*, antagonistes du muscle constricteur précédent.

Dans les différentes espèces du genre *Bugula*, ces fibres musculaires pariéto-diaphragmatiques m'ont paru s'insérer d'une manière assez régulière et par des extrémités libres tout autour du diaphragme, et ne se subdiviser qu'ensuite en deux groupes latéraux se portant sur les parois latérales du bryozoïde. Cette distribution des fibres musculaires pariéto-diaphragmatiques est particulière au genre *Bugula*, et je ne l'ai retrouvée dans aucune des autres espèces que j'ai observées.

Chez les Chéilostomes operculés et chez tous les Cténostomes, ces fibres forment des groupes distincts dès leur insertion proximale, où leurs extrémités se confondent en une sorte de tendon. Il y a deux muscles pariéto-diaphragmatiques latéraux dans les Chéilostomes operculés (Pl. VI, fig. 1 et fig. 7, *mupd*), il y en a quatre dans la grande majorité des Cténostomes (Pl. VI, fig. 13, *mupd*) où deux sont latéraux, un dorsal et un frontal.

Dans la *Vesicularia spinosa*, parmi les Cténostomes, il y a encore quatre groupes de fibres musculaires pariéto-diaphragmatiques, mais la disposition cruciale de ces muscles s'y trouve remplacée par une disposition bilatérale très évidente, due, sans aucun doute, à l'existence d'une aréa membraneuse frontale. Chez l'*Alcyonidium cellarioïdes*, les fibres musculaires pariéto-diaphragmatiques possèdent encore une distribution et des relations différentes. Tandis, en effet, que dans la *Vesicularia spinosa* le diaphragme se trouve déplacé vers la région frontale du bryozoïde, dans l'*Alcyonidium cellarioïdes*, au contraire, le diaphragme est déplacé vers la région dorsale, par suite du transport de l'insertion distale des muscles pariéto-diaphragmatiques dans la région latéro-dorsale de la zoécie. De plus, dans l'*Alcyonidium cellarioïdes*, il n'y a, comme dans les Chéilostomes, que deux muscles pariéto-diaphragmatiques dont les insertions proximales sont dépourvues de toute formation tendineuse, et dont les fibres constitutives s'insèrent par des extrémités libres quoique rapprochées.

Quel que soit leur mode de groupement, les fibres musculaires pariéto-diaphragmatiques considérées indépendamment de leur extrémité proximale, offrent toujours la même structure. Ce sont des fibres musculaires lisses, formées par une bande de substance contractile centrale, qu'entoure un très mince manchon protoplasmique dans l'épaisseur duquel est situé le noyau. Elles ne diffèrent pas, par conséquent, des fibres constituant les muscles pariétaux.

§ 4. — Région vaginale sus-diaphragmatique

La *région sus-diaphragmatique* est la portion de la gaine tentaculaire par laquelle s'établit la continuité entre les parois de cette dernière et celles du bryozoïde. Son origine, ainsi que je l'établirai plus loin, montre qu'elle provient en partie du rudiment polypidien et en partie des parois du bryozoïde. Sa structure présente, par

suite, des caractères mixtes, intermédiaires entre ceux de la gaine proprement dite et ceux des parois du bryozoïde.

Courte dans *Bugula Sabatieri*, *B. avicularia*, *B. calathus* et *B. turbinata*, la région vaginale sus-diaphragmatique est un peu plus développée dans *Bugula neritina*, où elle constitue une sorte de tubulure, exactement cylindrique lorsque le diaphragme n'est pas contracté, mais plus ou moins régulièrement plissée dans le cas contraire. Chez tous les autres Chéilostomes où l'orifice zoécial est toujours pourvu d'un appareil operculaire, la région sus-diaphragmatique ne saurait être mieux comparée — pour employer une métaphore de **Nitsche** (71) — qu'à un porte-monnaie dont la bourse assez longue serait étranglée inférieurement par une coulisse ou un anneau représentant le diaphragme, et dont les deux parties de la monture métallique constituant le fermoir correspondraient, l'un au bord de l'opercule, l'autre au bord de l'orifice zoécial.

Dans les Cyclostomes, cette comparaison est encore exacte ; mais, tandis que dans les Chéilostomes operculés les deux parties métalliques articulées peuvent se rapprocher l'une de l'autre après l'invagination du polypide et fermer l'entrée de la bourse, dans les Cyclostomes, au contraire, ces deux parties, non articulées, sont toujours écartées l'une de l'autre, de manière que la bourse soutenue par un bord rigide est continuellement grande ouverte.

Chez les Cténostomes, cette région offre une longueur beaucoup plus grande que dans les Chéilostomes et les Cyclostomes. Elle a la forme d'un canal qui, irrégulièrement plissé au niveau de l'orifice zoécial, présente généralement une section quadrangulaire dans la partie opposée ou diaphragmatique.

La structure de la région sus-diaphragmatique de la gaine tentaculaire est la même pour les Chéilostomes et pour les Cyclostomes. Elle comprend un épithélium pavimenteux externe, partageant tous les caractères que je lui ai reconnus dans la gaine tentaculaire proprement dite et dans le diaphragme, revêtu extérieurement par une mince cuticule qui, faisant son apparition un peu au-dessus du diaphragme, devient de plus en plus distincte au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'orifice zoécial où elle se confond avec l'ectocyste qui la continue. Dans le voisinage de la région diaphragmatique, cet épithélium repose sur une membrane anhiste très délicate qui n'est que l'épanouissement de la membrane anhiste

de la gaine proprement dite, supportant quelques fibres musculaires circulaires, qui disparaissent en même temps qu'elle, bien avant d'atteindre l'orifice zoécial. Enfin, le revêtement cellulaire interne de la gaine se prolonge aussi sur la partie inférieure de cette région, et, par l'écartement graduel de ses éléments, passe à la forme réticulée du réseau mésenchymateux pariétal avec lequel il se confond à son tour.

Dans les Cténostomes, les dispositions précédentes se retrouvent encore, mais un peu mieux accusées, et il semble que la structure du diaphragme soit continuée sur une plus ou moins grande partie de la région sus-diaphragmatique. On y distingue, en effet, un épithélium pavimenteux que recouvre une cuticule externe qui au niveau diaphragmatique forme la *collerette de soies*, et dont les caractères passent insensiblement, vers la région supérieure, à ceux de l'ectocyste (Pl. VII, fig. 12). Cet épithélium, confondu inférieurement avec l'épithélium limitant l'orifice diaphragmatique et supérieurement avec l'épiderme, adhère à une fine membrane anhiste qui ne disparaît que dans le voisinage de l'orifice zoécial. Celle-ci supporte une zone de fibres musculaires circulaires et donne insertion à un certain nombre de fibres musculaires qui se dirigent à travers la cavité générale sur les parois du bryozoïde. Ces fibres musculaires transversales, auxquelles on a donné le nom de *muscles pariéto-vaginaux*, constituent huit groupes (Pl. VI, fig. 13, *mupv* dont les insertions distales sont disposées suivant huit rangées longitudinales occupant deux à deux les arêtes du canal prismatique, quadrangulaire, sus-diaphragmatique. Les fibres musculaires circulaires et les muscles pariéto-vaginaux n'existent que sur l'étendue de la membrane anhiste et disparaissent avec elle. Enfin, le revêtement cellulaire interne, continu dans la partie musculaire, passe à la structure réticulée dans la partie supérieure où il se confond avec le réseau mésenchymateux pariétal.

Parmi les huit espèces cténostomes que j'ai étudiées, la région sus-diaphragmatique de l'*Alcyonidium cellarioïdes*, bien que constituée par le même nombre de couches et avec le même ordre de superposition que dans les sept autres espèces, présente, cependant, une musculature dont les caractères sont bien différents. A propos de la région diaphragmatique, nous avons vu les muscles pariéto-diaphragmatiques ne constituer que deux groupes latéro-dorsaux, entraînant le diaphragme contre la paroi dorsale du bryo-

zoïde. Une réduction et un déplacement semblables existent pour les muscles pariéto-vaginaux. Sur les coupes, les fibres musculaires pariéto-vaginales, peu nombreuses, se montrent essentiellement distribuées à la face dorsale de la tubulure sus-diaphragmatique et sur une très faible longueur ; elles s'insèrent par leur extrémité distale sur la paroi dorsale, dans l'intervalle situé entre les deux muscles pariéto-diaphragmatiques (fig. 31 du texte, *mupv*). Il ne m'a pas encore été permis d'observer par transparence cette musculature, et, par suite, je ne possède aucun renseignement sur le groupement des fibres musculaires pariéto-vaginales à la surface dorsale de la tubulure ; mais, autant que j'ai pu en juger sur les coupes, elles ne paraissent pas être insérées suivant des rangées longitudinales.

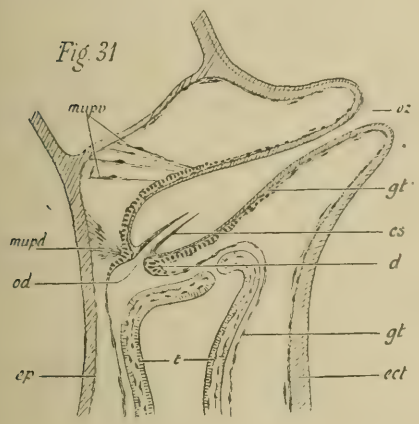


Fig. 31. — *Portion d'une coupe longitudinale d'un bryozoïde d'*Alcyonidium gellarioïdes : *cs*, collerette de soies ; *d*, diaphragme ; *ect*, ectocyste ; *cp*, épiderme ; *gt*, région sous-diaphragmatique de la gaine tentaculaire ; *gt'*, région sus-diaphragmatique ; *mupd*, muscles pariéto-diaphragmatiques ; *mupv*, muscles pariéto-vaginaux ; *od*, orifice diaphragmatique ; *oz*, orifice zoécial.

En résumé, la gaine tentaculaire possède une constitution identique, quant à ses parties fondamentales, dans les différentes espèces des trois sous-ordres que comprennent les Bryozoaires Ectoproctes marins. Dans toutes, en effet, la gaine tentaculaire comprend trois parties bien distinctes : 1° une partie inférieure, la *gaine tentaculaire proprement dite*, dans la cavité de laquelle se trouvent logés les tentacules ; 2° une partie intermédaire, le *diaphragme* qui, par sa contraction, supprime toute communication de la cavité de la gaine avec le milieu extérieur, et, par sa dilatation, permet au polypide de se dévaginer ; 3° une partie terminale, ou *sus-diaphragmatique*, par laquelle la gaine tentaculaire se continue avec les parois du bryozoïde.

De même, la structure de ces différentes parties présente toujours à considérer : 1° un *épithélium pavimenteux externe ;* 2° une *mem-*

brane anhiste, élastique ; 3° une *couche musculaire ;* 4° un *revêlement cellulaire interne,* à éléments losangiques.

Les quelques modifications que l'on constate dans la structure des différentes parties de la gaine ont uniquement leur siège dans la couche musculaire. Celle-ci comprend : 1° un plan profond de fibres musculaires circulaires qui, au niveau du diaphragme, prennent une grande importance et forment un puissant muscle constricteur ; 2° un plan périphérique de fibres musculaires longitudinales, qui, chez les Chéilostomes et les Cyclostomes, fournissent dans la région sous-diaphragmatique les fibres musculaires des *bandes musculaires pariéto-vaginales,* tandis que, chez les Cténostomes, elles ne se séparent de la gaine que dans la région sus-diaphragmatique pour constituer les *muscles pariéto-vaginaux ;* enfin, à ce plan de fibres longitudinales doivent être rapportées les fibres des *muscles pariéto-diaphragmatiques* que l'on rencontre dans les trois groupes.

Ainsi donc, une première variation séparant les Cténostomes des Cyclostomes et des Chéilostomes, provient d'une différence dans l'insertion proximale des bandes ou muscles pariéto-vaginaux. Une deuxième variation séparant encore les Cténostomes des Cyclostomes et des Chéilostomes, réside dans le groupement des fibres musculaires constituant les muscles pariéto-diaphragmatiques. Chez les Cténostomes, on distingue généralement quatre groupes pariéto-vaginaux, tandis que chez les Chéilostomes et, sans doute, aussi chez les Cyclostomes, il n'existe jamais que deux groupes pariéto-vaginaux. Il est évident que les muscles pariéto-diaphragmatiques des premiers sont bien les homologues des muscles pariéto-diaphragmatiques des seconds et, dans les uns comme dans les autres, ils constituent des muscles dilatateurs de l'orifice diaphragmatique. Il en est de même, me semble-t-il, pour les muscles pariéto-vaginaux et les bandes musculaires pariéto-vaginales ; les uns et les autres sont des muscles rétracteurs de la gaine, et leur déplacement au-dessus de l'orifice diaphragmatique chez les Cténostomes trouve son explication dans le grand développement de la portion sus-diaphragmatique de la gaine. Leur nombre est, d'ailleurs, le même dans les trois sous-ordres où on en compte toujours huit groupes disposés par paires et symétriques par rapport au plan sagittal médian. Le cas un peu spécial de l'*Alcyonidium cellarioïdes* ne constitue peut-être pas une exception, car je ne puis affirmer que

les fibres musculaires pariéto-vaginales n'y soient pas groupées de la même manière et simplement rejetées du côté dorsal du bryozoïde, où, et là seulement, elles trouvent des points fixes pour leur insertion distale. Les parois frontale et latérales, gélatinoïdes, ne sauraient fournir aux fibres musculaires pariéto-vaginales un appui

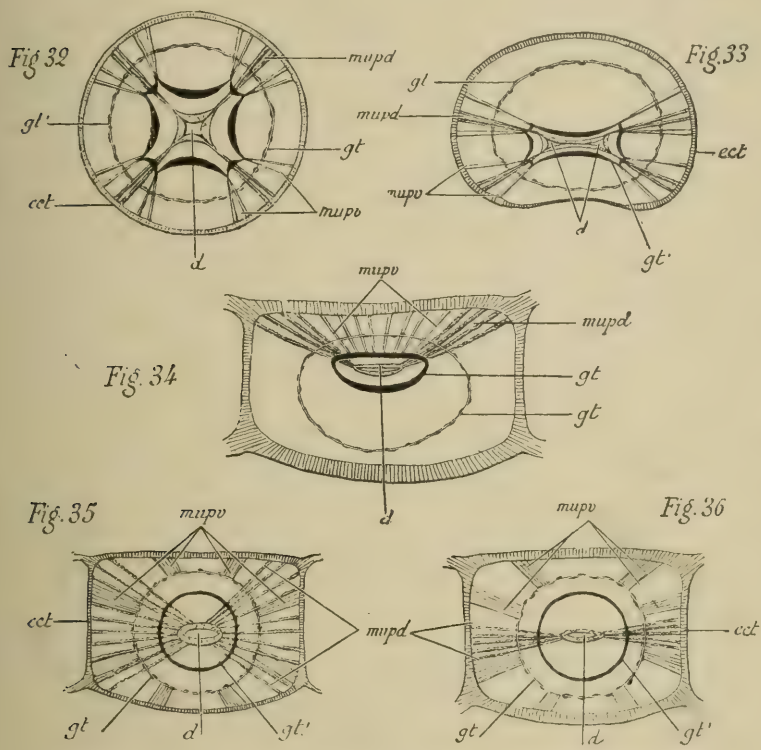


Fig. 32 à 36. — *Schémes montrant les dispositions de la musculature pariéto-vaginale et pariéto-diaphragmatique :* fig. 32, chez Bowerbankia pustulosa ; fig. 33, chez Vesicularia spinosa ; fig. 34, chez Alcyonidium cellarioïdes ; fig. 35, chez Bugula Sabatieri ; fig. 36, chez Lepralia Palasiana ; — *d*, diaphragme ; *ect*, ectocyste ; *gt*, région sous-diaphragmatique de la gaine tentaculaire ; *gt'*, région sus-diaphragmatique ; *mupd*, muscles pariéto-diaphragmatiques ; *mupv*, bandes musculaires ou muscles pariéto-vaginaux.

suffisant ; au contraire, la paroi dorsale, adhérant fortement au substratum, offre une plus grande résistance, et c'est vers cette paroi que les fibres se sont déplacées.

Quant aux muscles pariéto-diaphragmatiques, dont le nombre chez la plupart des Cténostomes est double de celui des Chéilos-

TOMES et probablement aussi des CYCLOSTOMES, la *Vesicularia spinosa* et l'*Alcyonidium cellarioïdes* constituent deux termes de passage reliant la musculature diaphragmatique des premiers à celle des seconds. Dans *Vesicularia spinosa*, par suite de l'existence d'une aréa membraneuse frontale, les muscles pariéto-diaphragmatiques (fig. 33 du texte, *mupd*) s'insèrent distalement sur les parois latérales du bryozoïde et dans le voisinage de l'aréa ; il en résulte que le diaphragme se trouve transporté vers la paroi frontale et, inégalement tendu sur ses différentes faces, il a une section rectangulaire dont les petits côtés sont très réduits. Les insertions proximales des fibres musculaires pariéto-diaphragmatiques se trouvent ainsi très rapprochées. Ces dispositions sont exagérées dans l'*Alcyonidium cellarioïdes* (fig. 34 du texte), et les deux groupes latéraux des fibres musculaires pariéto-diaphragmatiques, simplement rapprochés dans *Vesicularia spinosa*, sont ici confondus en un seul, dont les éléments se distribuent aux deux extrémités du diaphragme qui est allongé transversalement, à peu près comme dans *Bugula Sabatieri* (fig. 35 du texte). De cette dernière espèce on passe facilement à la musculature diaphragmatique des CHÉILOSTOMES operculés, dans laquelle les fibres ne forment plus que deux groupes à extrémités proximales réunies en une sorte de tendon (fig. 36 du texte).

§ 5. — HISTORIQUE

Dans sa très belle monographie de la *Flustra membranacea*, **Nitsche** 71, p. 432, considère la gaine tentaculaire de cette espèce comme constituée par une membrane homogène dans laquelle se trouvent des noyaux épars, restes d'une couche cellulaire disparue, et par des fibres longitudinales et transversales qu'il ne veut pas se hasarder à appeler fibres musculaires « welche als Muskelfasern zu deuten ich keinen Anstand nehme ». Il signale l'existence du diaphragme et en donne assez exactement la structure sans, toutefois, mentionner les muscles pariéto-diaphragmatiques. Enfin, il décrit la musculature pariéto-vaginale dans laquelle il distingue quatre bandes musculaires et deux muscles proprement dits.

Ehlers 76, p. 37-39 décrit longuement la gaine tentaculaire d'*Hypophorella expansa*, et y reconnaît une région diaphragmatique pourvue de nombreuses fibres musculaires s'irradiant autour de l'orifice central. Il signale les muscles pariéto-vaginaux et les bandes

musculaires pariéto-vaginales et, comme structure histologique, distingue dans la gaine une membrane légèrement chitineuse portant des noyaux et des fibres musculaires longitudinales et circulaires.

Vigelius (84, p. 33-34), pour *Flustra membranaceo-truncata*, donne une structure de la gaine tentaculaire à peu près identique à celle que **Nitsche** avait déjà décrite dans *Flustra membranacea*.

Jullien (84, p. 38-39) étudie l'anatomie de la zoécie adulte de *Cellepora (Microporella) Malusii* Aud. et Sav., et signale au-dessous de l'opercule une sorte de diaphragme auquel il donne le nom d'*irisoïde*, à cause de sa ressemblance avec l'iris de l'œil. Sa description de la structure histologique de l'irisoïde est trop confuse pour être signalée. Il n'en est pas de même pour les relations qu'il indique entre la gaine tentaculaire et le pore médian frontal, la *fenestrule*, ainsi qu'il l'a appelé : « Au niveau de la partie moyenne de la gaine tentaculaire, se trouve un petit entonnoir à paroi extrêmement mince et hyaline, que je nomme *cornicule*, dont l'orifice s'ouvre dans la gaine et dont la douille se confond avec la fenestrule calcaire de la paroi frontale ». Ainsi s'exprime **Jullien** à la page 39.

Ostroumoff (86, p. 15 et p. 21 et 22), dans les Bryozoaires du golfe de Sébastopol, ne s'occupe de la gaine tentaculaire que pour indiquer l'origine embryonnaire des tissus qui la constituent. Cependant, c'est encore, de tous les auteurs, celui qui s'est approché le plus de la structure vraie de cet organe. Elle comprend un épithélium pavimenteux dont les contours se révèlent par le nitrate d'argent, et une membrane anhiste sur laquelle reposent des faisceaux musculaires longitudinaux et transversaux.

Freese (88, p. 18-21) donne la structure de la gaine tentaculaire de *Membranipora pilosa*, dans laquelle il distingue, comme tous ses devanciers, un diaphragme à travers lequel passent les tentacules au moment de la dévagination. Pour cet auteur, la gaine tentaculaire est formée d'une lamelle pourvue de noyaux non compris dans des limites cellulaires et de tractus fibrillaires longitudinaux et circulaires que, suivant **Nitsche,** il considère comme étant des fibres musculaires. Il signale l'existence de deux paires de bandes musculaires pariéto-vaginales et de deux muscles pariéto-vaginaux. Quant à la structure du diaphragme, il reconnaît, en allant de la cavité générale vers la cavité diaphragmatique, la superposition des couches suivantes : 1° l'endocyste ; 2° une couche

chitineuse ; 3° une couche de grandes cellules cylindriques ; 4° une zone de fibres musculaires circulaires ; 5° une zone de fibres musculaires longitudinales ; 6° un feuillet de l'endocyste.

Pergens (89, p. 507-509), dans les divers Chéilostomes qu'il a étudiés, reconnaît que la gaine tentaculaire est formée par un tissu de cellules aplaties entre lesquelles se trouvent des fibres musculaires longitudinales et circulaires. Il signale, encore, les muscles pariéto-vaginaux, mais n'en indique ni le nombre, ni la structure. Il reconnaît, en outre, dans la gaine tentaculaire quatre ouvertures : l'orifice operculaire, l'orifice diaphragmatique, la bouche et l'anus. Pour cet auteur, le diaphragme, qu'il appelle le *diaphragme de* **Nitsche** (« *Nitsche's Diaphragma* »), constituerait une dépression de la gaine tentaculaire dans sa région distale, perforée à son centre et possédant de beaux muscles circulaires et longitudinaux. Cet orifice diaphragmatique mettrait en communication la cavité de la gaine tentaculaire avec la cavité générale. **Pergens** considère encore l'*irisoïde* de **Jullien** comme représentant le diaphragme de **Nitsche,** et s'étonne qu'il ait pu dire que c'est à travers l'orifice de l'irisoïde que s'effectue la sortie des tentacules dans la dévagination.

Tels sont les principaux faits rapportés par les auteurs, concernant la structure de la gaine tentaculaire.

§ 6. — Discussion

Parmi les différentes opinions que je viens d'analyser, les unes intéressent plus particulièrement l'anatomie proprement dite de la gaine tentaculaire ; les autres se rapportent plutôt à la structure histologique des diverses régions de cet organe.

Au point de vue purement anatomique, à l'exception de **Jullien** et de **Pergens,** les autres auteurs considèrent la gaine tentaculaire comme un cylindre membraneux limitant une cavité n'ayant d'autre ouverture que l'orifice zoécial, sur les bords duquel les parois du cylindre s'insèrent et se continuent avec celles du bryozoïde. Tous aussi, à l'exception de **Pergens,** reconnaissent l'existence d'un sphincter, le diaphragme de **Nitsche,** subdivisant la cavité de la gaine en deux cavités superposées, l'une proximale, ou inférieure, dans laquelle les tentacules se rétractent complètement lors de l'invagination du polypide, l'autre distale, supérieure, ou sous-operculaire. L'orifice central dont est pourvu le diaphragme

livre passage aux tentacules au moment de la dévagination du polypide.

Dans les nombreuses espèces que j'ai examinées, je n'ai pas constaté une structure anatomique différente, et dans toutes, j'ai vu la gaine tentaculaire former une cavité essentiellement close latéralement, pourvue d'un diaphragme dans le voisinage de sa région terminale, supérieure, et ne présentant d'autres orifices que l'orifice zoécial et l'orifice buccal.

Ce n'est pas l'opinion de **Pergens,** et ce n'est pas non plus celle de **Jullien,** au moins dans les Fenestrulinidæ.

Pour **Pergens,** le *diaphragme* de **Nitsche** ne serait pas un sphincter de la gaine tentaculaire ; ce serait une simple ouverture pourvue d'une musculature propre, située dans les parois de la gaine et mettant la cavité de cette dernière en communication avec la cavité générale du bryozoïde.

Et d'abord, **Pergens** a commis une erreur en supposant que le *diaphragme* décrit par **Nitsche** dans la *Flustra membranacea,* correspondait à l'orifice pariétal de la gaine qu'il signale sous la même dénomination. Le *diaphragme* de **Nitsche** qui a été retrouvé par tous les auteurs, moins **Pergens,** correspond à l'*irisoïde* de **Jullien** et à la partie de la gaine tentaculaire de toutes mes espèces que j'ai désignée sous le nom de *région diaphragmatique.* Par son orifice central, il livre passage aux tentacules, lors de l'extension du polypide, et c'est dans cet état que **Nitsche** l'a représenté en *d* dans la figure 1 (Pl. I). Il ne saurait donc y avoir de doute à cet égard, et le *diaphragme* de **Pergens** très improprement désigné n'est pas le *diaphragme* de **Nitsche.**

Cet orifice mettant en communication la cavité générale du bryozoïde avec la cavité tentaculaire existe-t-il ?

Pergens n'indique pas d'une manière bien précise les espèces dans lesquelles il l'a observé ; cependant, il me semble comprendre qu'il a tout au moins rencontré cet orifice dans *Flustra carbasea* et *Flustra securifrons,* et, d'après une note que je trouve dans le *Traité de zoologie concrète* de M. le Professeur Delage (tome V, p. 63), il résulte que **Pergens** s'est formellement assuré de l'existence de cet orifice par l'introduction de particules de carmin mises dans l'eau ambiante et retrouvées plus tard dans la cavité générale du bryozoïde.

Je n'ai trouvé rien de semblable dans aucune des quarante-qua-

tre espèces que j'ai observées, et parmi lesquelles se trouve la *Flustra securifrons*. De plus, j'ai fait vivre beaucoup d'entre elles dans des solutions physiologiques colorées, ou simplement dans de l'eau de mer tenant en suspension des poussières de carmin, et j'avoue que j'aurais été heureux de voir la manière dont se comportent les leucocytes de la cavité générale, vis-à-vis de ces poussières ; mais, jamais, je n'ai trouvé aucune trace de carmin dans la cavité générale des nombreux bryozoïdes, à polypides très actifs, dont se composaient les colonies ainsi traitées. Je ne peux donc, en aucune manière, admettre l'existence du diaphragme de **Pergens**, et, malgré le plus vif désir que j'aurais eu d'expliquer la méprise de cet auteur, je n'ai jamais trouvé sur les coupes ou sur le vivant, aucune structure pouvant approcher de celle qu'il indique.

Jullien, à qui nous devons quantité d'excellentes observations sur la systématique des Bryozoaires, dénonce un orifice de la gaine tentaculaire dans les Fenestrulinidæ, bien différent de celui de **Pergens**.

Il existerait une tubulure en forme d'entonnoir, reliant la gaine tentaculaire à la fenestrule et établissant ainsi une communication entre la cavité de la gaine et le milieu extérieur. J'ai suffisamment indiqué, à propos de la structure des parois zoéciales (p. 169) les rapports existant entre le pore médian frontal et l'épiderme de la cavité générale, pour qu'il soit inutile d'insister à cet égard. La gaine tentaculaire présente chez les Fenestrulidæ la même structure que partout ailleurs, et les observations de **Jullien** étant faites sur des préparations en masse, cet auteur a dû prendre l'épiderme dégagé du cryptocyste pour la gaîne tentaculaire, et, par suite, la saillie conique que forme cet épiderme au niveau de la fenestrule, pour la cornicule.

Quant à la musculature extrinsèque de la gaine tentaculaire, dans laquelle la plupart des auteurs ont reconnu, chez deux ou trois espèces chéilostomes, deux paires de bandes musculaires pariéto-vaginales et deux muscles pariéto-vaginaux, les résultats auxquels je suis parvenu par l'observation de toutes les espèces transparentes et par l'observation de la *Lepralia Pallasiana* après décalcification, sont loin de confirmer cette opinion. Sans aucun doute, les deux muscles pariéto-vaginaux qu'**Ehlers**, seulement, indique comme ayant leur insertion distale à la périphérie du diaphragme, ne sont autre chose que les deux muscles pariéto-diaphragmatiques que

j'ai décrits dans les Chéilostomes, et aussi dans les Cténostomes où ils sont au nombre de quatre. Mais, en ce qui concerne les bandes musculaires pariéto-vaginales, je crois pouvoir affirmer qu'elles sont le plus généralement au nombre de huit, dans les Chéilostomes et les Cténostomes, à l'exception de l'*Alcyonidium cellarioïdes*, et, sans doute, aussi dans les Cyclostomes, ainsi que j'ai pu le constater dans les Bugules, *Membranipora pilosa*, *Lepralia Palliasana* et tous les Cténostomes étudiés.

Au point de vue histologique, la plupart des auteurs reconnaissent dans la constitution générale de la gaine tentaculaire, une membrane qui, dépourvue de tout contour cellulaire, présente des noyaux et des fibres musculaires circulaires et longitudinales ; **Ostroumoff** est le seul qui, ayant révélé les limites cellulaires de l'épithélium interne, a pu distinguer ce dernier de la membrane anhiste contre laquelle il repose, et a signalé aussi les fibres musculaires circulaires et longitudinales portées par l'autre face de cette membrane. Il résulte donc que la couche cellulaire interne à éléments losangiformes a échappé à la sagacité de tous les observateurs. Elle se montre, cependant, assez distincte dans les préparations en masse d'espèces transparentes imprégnées par le nitrate d'argent et colorées ensuite au vert de méthyle ou au carmin de Schneider. Sur de semblables préparations, il est impossible de confondre les noyaux de l'épithélium externe avec ceux de la couche interne dont les contours cellulaires sont dessinés par les traînées de granulations protoplasmiques, beaucoup plus abondantes contre les parois qu'à l'intérieur des cellules.

En ce qui concerne le diaphragme, tous les auteurs y ont signalé l'existence de fibres musculaires circulaires et de fibres musculaires rayonnantes. **Freese**, cependant, en a donné une structure beaucoup plus complexe, mais qu'il m'est impossible d'admettre ; car toutes les coupes de la région diaphragmatique dans la *Membranipora pilosa* m'ont présenté des dispositions identiques à celles que j'ai signalées pour toutes les espèces en général.

§ 7.— Conclusions

Quelle que soit l'espèce dans laquelle on la considère, la *gaine tentaculaire* est un cylindre membraneux, limitant une cavité située immédiatement au-dessus du disque du lophophore, dépourvue de

toute communication avec la cavité générale du bryozoïde et s'ouvrant, d'une part, dans le milieu extérieur par l'orifice zoécial, d'autre part, dans le pharynx par l'orifice buccal.

Lorsque le polypide est à l'état de rétraction, la cavité de la gaine est subdivisée en deux cavités secondaires séparées par un sphincter puissant, le *diaphragme*, qui détermine dans les parois vaginales trois régions bien distinctes : une *région sous-diaphragmatique* ou *gaine tentaculaire proprement dite*, une *région diaphragmatique* et une *région sus-diaphragmatique*.

Quelle que soit aussi la région dans laquelle on les considère, les parois de la gaine sont toujours constituées par un épithélium pavimenteux externe, reposant sur une membrane anhiste dont la face opposée est recouverte par un plan de fibres musculaires circulaires supportant un deuxième plan de fibres musculaires longitudinales, comprenant elles-mêmes, dans leurs intervalles, des éléments cellulaires losangiques, c'est-à-dire le revêtement cellulaire interne de la gaine.

Enfin, la gaine tentaculaire, en dehors de sa musculature intrinsèque, possède encore une musculature extrinsèque composée de huit groupes de fibres musculaires lisses qui forment les *bandes musculaires pariéto vaginales* des Chéilostomes et des Cyclostomes ou les *muscles pariéto-vaginaux* des Cténostomes. Mais, tandis que chez ces derniers, les groupes musculaires ont une situation sus-diaphragmatique, chez les Chéilostomes et les Cyclostomes, au contraire, ils sont sous-diaphragmatiques. Cette musculature est complétée par l'existence, au niveau du diaphragme, d'un certain nombre de fibres musculaires lisses formant les *muscles pariéto-diaphragmatiques*, au nombre de deux chez les Chéilostomes et probablement aussi chez les Cyclostomes, et au nombre de quatre chez la plupart des Cténostomes.

V. — Région pharyngienne

La *région pharyngienne* ou *lophophore*, ainsi que l'a désignée **Allman** (56, p. 8), est une partie du polypide qu'il est difficile de définir et de délimiter autrement que par les organes entrant dans sa constitution. C'est une sorte de disque à faces non parallèles, moins épais du côté dorsal que du côté frontal, dont le plan supé-

rieur correspond à la base des tentacules et le plan inférieur, à l'origine même de l'œsophage. Le *pharynx* en occupe la région centrale et s'ouvre dans la cavité de la couronne tentaculaire par un orifice à bords évasés, la *bouche ;* il s'élargit graduellement à l'extrémité opposée jusqu'à se confondre avec la cavité œsophagienne qui lui fait suite. Le *canal circulaire,* dans lequel nous avons vu aboutir les différents canaux tentaculaires, est logé dans l'épaisseur du disque qu'il limite extérieurement ; il forme un anneau creux, péri-pharyngien, reposant directement par son bord interne sur les parois pharyngiennes, sauf dans la région dorsale, où il en est séparé par le massif cellulaire auquel on donne le nom de *ganglion nerveux.*

Je distinguerai donc trois parties principales dans le lophophore : le *pharynx,* le *canal circulaire* et le *ganglion nerveux,* auxquelles il faudra rattacher le *muscle grand rétracteur* du polypide qui, par ses insertions proximales et par son origine, appartient essentiellement à la région pharyngienne. La structure de ces différentes parties ne présentera que très peu de modifications dans toute la série des Ectoproctes.

§ 1er. — Pharynx

La *bouche,* qu'il serait préférable d'appeler l'*infundibulum buccal*, en ce qu'il est impossible de lui assigner une situation précise, a une forme variant avec les espèces et avec le degré de contraction ou de dilatation des parois pharyngiennes. Elle fait immédiatement suite à la base des tentacules qui lui donnent un contour polygonal, dont les angles s'arrondissent (Pl. VI, fig. 4, *ph*) au fur et à mesure que l'on pénètre dans le tube pharyngien proprement dit, où la section est plus ou moins régulièrement circulaire (Pl. VII, fig. 8 et 13, *ph*).

Les parois pharyngiennes comprennent un épithélium cilié, interne par rapport à la cavité digestive, adhérant par sa face profonde à une membrane basale contre laquelle repose un plan de fibres musculaires circulaires, recouvert lui-même d'une mince couche cellulaire.

L'épithélium pharyngien (Pl. VI, fig. 4 et Pl. VII, fig. 8 et 13, *eph*) est un épithélium cylindrique revêtu d'une cuticule, dans laquelle sont implantés des cils vibratiles assez longs. Les coupes longitudinales (Pl. VI, fig. 2 et 11 ; Pl. VII, fig. 1, 7, 12 et 17—*ph*) mon-

trent qu'il continue directement, et sans aucune démarcation, l'épithélium externe du bord tentaculaire interne. Les cellules de ce dernier perdent le contour arrondi de leur bord périphérique, acquièrent une hauteur de plus en plus grande, et leur protoplasme devenant graduellement plus granuleux, elles passent insensiblement à la forme cylindrique des éléments de l'épithélium pharyngien. Il n'en est pas de même du côté de l'œsophage, où la taille des cellules épithéliales diminue progressivement jusqu'à se confondre presque avec la membrane basale, et simuler sur les coupes longitudinales un orifice faisant communiquer la cavité pharyngo-œsophagienne avec la cavité générale. A ce niveau, commence l'épithélium œsophagien, bien distinct par ses caractères histologiques de l'épithélium pharyngien, et formant avec celui-ci un angle sortant très prononcé qui délimite encore plus nettement le pharynx de l'œsophage. Dans une seule espèce, la *Pherusa tubulosa*, le pharynx, très développé, se prolonge au-delà de cette dépression anguleuse et entre dans la constitution de cette partie du polypide que, dans les autres Bryozoaires, on trouve déjà différenciée du pharynx.

Ainsi qu'on peut le voir dans les différentes coupes longitudinales représentées par les Planches VI et VII, la membrane basale supportant l'épithélium pharyngien n'est que la continuation de la membrane anhiste tentaculaire et en partage tous les caractères. C'est donc une membrane anhiste, susceptible d'une certaine élasticité.

Les fibres musculaires circulaires, dont les figures 2 (Pl. VI) et 7 (Pl. VII) représentent des sections transversales en *muph*, et que l'on retrouve en section longitudinale sur les coupes transversales de la région pharyngienne dans les figures 4 (Pl. VI), 9 et 13 (Pl. VII) et sous la même indication *muph*, sont en nombre variable avec les espèces et avec les individus. Elles sont disposées, parallèlement les unes aux autres, tout autour du pharynx sans, cependant, l'entourer complètement. Bien développées dans la région dorsale et sur les côtés du pharynx, elles s'effilent et s'insèrent sur la membrane basale avant d'atteindre la face frontale. Dans les préparations colorées par l'hématoxyline et l'éosine, elles présentent une coloration rose assez vive, ce qui permet de les distinguer très facilement de la membrane basale qui les porte et de la couche cellulaire qui les recouvre dont la teinte, rosée pour la première, violacée pour la deuxième, est beaucoup moins accentuée.

§ 2. — Ganglion nerveux et nerfs péri-pharyngiens

Le *ganglion nerveux* est constitué par une masse arrondie, ovoïde, allongée transversalement (Pl. VI, fig. 1, *gn*), placée sur le côté dorsal du pharynx et reposant immédiatement sur les fibres musculaires circulaires. Il fait saillie dans la cavité du canal circulaire par sa face périphérique, tandis que par sa face profonde il refoule les parois pharyngiennes qui lui forment une sorte de cavité.

Sur les coupes longitudinales (Pl. VI, fig. 2 et Pl. VII, fig. 7, *gn*) et transversales (Pl. VI, fig. 4 et Pl. VII, fig. 8 et 13, *gn*), il se montre constitué par une masse fondamentale de protoplasme, à la périphérie de laquelle sont distribués un certain nombre de noyaux dont les caractères sont bien différents, suivant qu'ils appartiennent à la face périphérique ou à la face profonde du ganglion. Le protoplasme, très finement granuleux, se colore toujours peu dans les diverses teintures. Les noyaux, arrondis et assez volumineux du côté du canal circulaire où ils sont régulièrement disposés, sont, au contraire, allongés et beaucoup plus petits du côté pharyngien où ils forment un massif secondaire ; et, tandis que les premiers ne montrent jamais qu'une faible coloration avec les meilleurs colorants nucléaires, les seconds, au contraire, présentent toujours une forte coloration due à la concentration de la chromatine en un grumeau central, simulant au premier abord un nucléole. Dans les gros noyaux, les granulations chromatiques sont plus ou moins dispersées dans le caryoplasme et ne s'y présentent pas sous une forme réticulée bien évidente.

Une très fine membrane limitante recouvre le ganglion nerveux, supportant elle-même une très mince couche cellulaire qui est la continuation de celle qui recouvre les fibres musculaires du pharynx. Il existe encore de chaque côté du pharynx, et en contiguité sinon en continuité avec le ganglion nerveux, un cordon cellulaire (*np*), mal défini dans la préparation représentée par la figure 4 (Pl. VI), mais à contours mieux arrêtés dans la figure 8 (Pl. VII), dont le protoplasme fondamental et les noyaux qui le constituent se colorent plus vivement que dans le ganglion nerveux. Ces noyaux offrent à peu près les mêmes caractères que ceux de la face

profonde de ce dernier, et on pourrait supposer que ces cordons ne sont que des prolongements latéraux du massif secondaire du ganglion nerveux. Ces cordons cellulaires, que j'ai déjà désignés chez la *Bugula Sabatieri* sous le nom de *nerfs péri-pharyngiens*, existent dans toutes les espèces observées, à l'exception d'*Amathia lendigera* et d'*A. semiconvoluta* où les dispositions sont quelque peu différentes.

La figure 13 (Pl. VII) représente une coupe transversale de la région pharyngienne dans un polypide d'*Amathia lendigera*. Le pharynx (*ph*), légèrement excentrique, est entouré par le canal circulaire (*cc*). Le ganglion nerveux (*gn*) fait partie d'une masse trilobée, dont il représente le lobe médian, tandis que les deux lobes latéraux *a* et *a'* correspondent par leur situation aux cordons latéraux péri-pharyngiens des autres espèces. Ils diffèrent de ceux-ci, cependant, en ce que les noyaux occupent seulement la périphérie du massif, laissant libre une aire protoplasmique centrale, tout comme dans le ganglion nerveux. Toutefois, ils me paraissent être les homologues des cordons latéraux, car leurs relations avec le massif profond du ganglion nerveux y sont identiques. Il en est de même pour *Amathia semiconvoluta*.

§ 3. — Canal circulaire.

Le *canal circulaire* doit être considéré comme une sorte de gouttière déterminée par la base des tentacules et le pharynx, transformée en canal complet par un repli de la membrane anhiste de la gaine tentaculaire réunissant cette dernière à l'œsophage. Ce repli est accompagné du côté de la cavité du canal par un prolongement de la couche cellulaire interne des tentacules qui, au niveau de l'œsophage, se continue lui-même avec la couche cellulaire externe du pharynx, tandis que du côté de la cavité générale, il est accompagné par un prolongement de la couche cellulaire interne de la gaine tentaculaire, qui se confond à son tour avec le revêtement cellulaire externe de l'œsophage.

Dans la cavité du canal circulaire, on découvre un certain nombre de *fibres musculaires transversales* réunissant la membrane anhiste de la paroi pharyngienne du canal circulaire à celle de la paroi opposée (Pl. VI, fig. 4 et Pl VII, fig. 7, 8 et 13, *tr*), et quelques *leucocytes* (Pl. VII, fig. 13, *l*) de même structure que ceux que l'on

trouve dans la cavité générale. Ce fait n'est pas surprenant, car le canal circulaire présente, en regard du ganglion nerveux, un petit orifice en forme de boutonnière transversale (Pl. VI, fig. 4 et Pl. VII, fig. 8, et 13, *oc*) faisant communiquer la cavité générale avec celle du canal circulaire, et, par l'intermédiaire de ce dernier, avec les divers canaux tentaculaires.

VI. — Région digestive proprement dite

Sous la dénomination de *région digestive proprement dite*, j'ai déjà compris dans l'étude de la *Bugula Sabatieri* toute la partie du polypide s'étendant depuis le pharynx jusqu'à l'anus. Elle ne présente que peu de variations de structure, et, à l'exception de quelques espèces du sous-ordre des Cténostomes, tous les autres Ectoproctes possèdent une région digestive comparable à tous égards à celle que j'ai décrite dans le polypide de la *Bugula Sabatieri* (p. 40-45). Comme dans cette dernière, en effet, on peut toujours y distinguer un *œsophage*, un *estomac* subdivisé en portions secondaires : *cardiaque*, *stomacale proprement dite*, *cæcale* et *pylorique*, et un *rectum* formant la partie terminale de la région digestive.

Mais, dans quelques espèces cténostomes, telles que *Bovverbankia pustulosa*, *Amathia lendigera*, *A. semiconvoluta* et *Vesicularia spinosa*, l'estomac est un peu moins simple que dans les autres espèces. Entre la portion cardiaque et l'estomac proprement dit, se trouve un organe masticateur très important auquel on donne le nom de *gésier*, et qui, par son développement, rejette la portion pylorique sur le flanc de l'estomac proprement dit, occasionnant ainsi un allongement exagéré du rectum, sans que sa structure intime en soit changée cependant.

Les modifications que présente la région digestive du polypide ne se rapportent donc qu'à l'estomac.

§ 1. — Œsophage

Sur les espèces transparentes ou sur les espèces calcaires après décalcification, on distingue facilement l'*œsophage* à l'aspect réticulé que présente sa surface, aspect dû à l'épaississement des mem-

branes latérales de son épithélium (Pl. VI, fig. 1, 7 et 13, *œs*). Il se distingue en outre de l'estomac en ce qu'il est à peu près complètement dépourvu de granulations colorées, dont la présence est constante dans les parois stomacales.

Sa forme est le plus souvent conique, à sommet, inférieur, portant l'orifice qui met en communication la cavité œsophagienne et la cavité stomacale. Dans *Bowerbankia pustulosa*, l'œsophage est plutôt cylindrique et sa cavité s'ouvre grandement dans l'estomac.

Généralement assez court (Pl. VI, fig. 1 = *Lepralia Pallasiana*, fig. 7 = *Membranipora pilosa* — *œs*), il est long, au contraire, dans *Pherusa tubulosa*, *Flustrella hispida*, *Bowerbankia pustulosa* (Pl. VI, fig. 13 et Pl. VII fig. 7, *œs*) et *Cylindrœcium dilatatum* (Pl. VII, fig. 12, *œs*).

Sur le vivant et lorsque les polypides ne sont pas fortement rétractés, l'œsophage a une direction longitudinale à peu près rectiligne (Pl. VI, fig. 7, *œs* ; mais sous l'action des réactifs fixateurs, les polypides se contractent violemment et, sur les coupes, l'œsophage présente généralement une courbure inférieure ou cardiaque (Pl. VI, fig. 11 et Pl. VII, fig. 1).

Chez *Membranipora pilosa* var. *dentata* et *M. pilosa* var. *tenuis*, et sur le vivant, j'ai constaté à la surface de l'œsophage des polypides pourvus d'un organe intertentaculaire, l'existence de cils vibratiles, déterminant dans le liquide de la cavité générale un tourbillonnement dirigé vers l'orifice inférieur de cet organe ; mais il m'a été impossible de retrouver la trace de ces cils sur les coupes histologiques.

Quant à la structure histologique, l'œsophage comprend, comme dans la *Bugula Sabatieri* (p. 41), un épithélium interne, une fine membrane basale, une zone de fibres musculaires circulaires et un revêtement cellulaire externe.

L'épithélium œsophagien est un épithélium cylindrique, dont les éléments, devenus prismatiques par pression réciproque, sont recouverts d'un plateau cuticulaire assez épais formant un revêtement continu à la cavité œsophagienne. Cet épithélium ne présente pas les mêmes dimensions dans les divers points de l'œsophage, de telle manière que la cavité en est rendue assez irrégulière, ainsi qu'on peut en juger par les coupes transversales représentées en *œs* (Pl. VI fig. 6 et Pl. VII, fig. 4 et 15). Dans tous les Chéilostomes et tous les Cténostomes, les cellules constituant l'épithélium œsophagien

renferment une très petite quantité de protoplasme occupant la partie profonde de la cellule avec un noyau arrondi, bien distinct ; ce protoplasme s'étend aussi contre les parois latérales des cellules où il forme une couche très mince presque indistincte (Pl. VI. fig. 6 et 11 et Pl. VII, fig. 1, 4, 7 et 12, *œs*). Dans les Cyclostomes (Pl. VII, fig. 15 et 17, *œs*), le protoplasme paraît occuper toute la cavité des cellules épithéliales œsophagiennes, et les noyaux qui sont situés, encore ici, profondément, ont une forme rétrécie et allongée. Mais dans tous les Ectoproctes, et quelle que soit l'espèce, les membranes cellulaires latérales de cet épithélium sont très épaissies et donnent à l'œsophage, vu superficiellement ou en coupe optique, l'aspect réticulé que je lui ai déjà attribué. De même, ces membranes ne sont pas également épaissies sur toute leur surface, et comme chez la *Bugula Sabatieri*, elles présentent une succession régulière d'épaississements et de rétrécissements donnant aux coupes faites dans l'œsophage un caractère tout spécial.

La membrane basale sur laquelle repose l'épithélium œsophagien n'est que la continuation de celle qui recouvre l'épithélium pharyngien. C'est une très fine membrane sans structure, anhiste, que l'on retrouve sur l'épithélium interne de toutes les autres parties digestives.

Les fibres musculaires n'entourent l'œsophage que d'une façon incomplète et y présentent tous les caractères des fibres péri-pharyngiennes. Très distinctes du côté dorsal de l'œsophage, dans les sections longitudinales (Pl. VI, fig. 2 et 11; Pl. VII, fig. 1, 7, 12 et 17 — *mupœ*) et dans les sections transversales (Pl. VI, fig. 6 ; Pl. VII, fig. 4 et 15 — *mupœ*), elles s'insèrent sur la membrane basale avant d'atteindre la face frontale. Leur nombre est variable avec la longueur de l'œsophage ; elles sont assez rapprochées les unes des autres et forment presque une couche continue.

Le revêtement cellulaire externe qui complète les parois œsophagiennes, se présente sur les coupes sous la forme d'une fine membrane étroitement appliquée contre les fibres musculaires, ou contre la membrane basale dans les points où celles-ci font défaut, à la surface de laquelle les noyaux ovoïdes et allongés font légèrement saillie.

§ 2. — Estomac

Dans toutes les espèces dépourvues de gésier, et par conséquent, dans tous les Chéilostomes, tous les Cyclostomes, *Alcyonidium cellarioïdes*, *Pherusa tubulosa*, *Flustrella hispida* et *Cylindræcium dilatatum* parmi les Cténostomes, l'estomac possède sur le vivant une coloration générale jaune-brun ou rouge-brun, due à la présence de granulations de cette couleur dans les cellules constitutives de son épithélium interne (Pl. I, fig. 1 et fig. 7). Par ce caractère, il se distingue très aisément de l'œsophage (*œs*) qui n'est pas coloré. Il se distingue encore du rectum (*re*) par un étranglement très prononcé de ses parois, délimitation rendue beaucoup plus évidente encore par l'absence dans la portion terminale de l'estomac de granulations colorées qui se retrouvent de nouveau dans les parois du rectum, immédiatement après l'étranglement. Cette partie incolore, à laquelle j'ai donné le nom de *région pylorique* (*py*), n'est pas la seule qui soit privée de la coloration rouge-brun générale. Dans la plupart des espèces et au niveau où la portion tubuleuse de l'estomac, la *région cardiaque* (Pl. VI, fig. 1, *ca*), aboutit dans l'*estomac proprement dit* (*est*), on constate, entre ce dernier et le *cæcum stomacal* (*cæc*) l'absence de granulations colorées sur une surface plus ou moins grande (Pl. VI, fig. 1, *a*) qui, dans un cas au moins (*Retepora cellulosa*), m'a paru former une bande annulaire, incolore, séparant très nettement l'estomac proprement dit du cæcum stomacal. Chez *Membranipora pilosa* (Pl. VI, fig. 7) et *Flustra securifrons*, à l'exception de la région pylorique (*py*), toute la surface stomacale est colorée en jaune ou en rouge-brun.

Cette subdivision de la région digestive, basée sur des caractères tirés de la coloration des parois, peut paraître quelque peu superficielle. Toutefois, ainsi que nous l'avons déjà vu pour *Bugula Sabatieri*, l'étude des coupes montrera que toutes les parties pourvues de granulations colorées ont la même structure histologique et, par conséquent, la même fonction ; c'est pourquoi j'ai réuni sous la même dénomination d'*estomac* des parties aussi différentes dans la forme que la région cardiaque et le cæcum stomacal.

Dans les espèces pourvues d'un gésier (*Bowerbankia pustulosa*, *Amathia lendigera* A. *semiconvoluta* et *Vesicularia spinosa*), l'exis-

tence même de cet organe semble entraîner des modifications dans toute la partie du polypide comprise entre l'œsophage et l'anus, et désignée sous le nom d'estomac dans les espèces précédentes. Les granulations colorées n'existent que dans le cæcum stomacal (Pl. VI, fig. 13, *cæc*) confondu ici avec l'estomac proprement dit. La partie tubuleuse constituant la région cardiaque n'est pas colorée ; avant d'aboutir dans l'estomac, elle forme deux dilatations successives, dont l'une placée immédiatement en avant de l'estomac constitue le *gésier* (*ge*), et l'autre située entre celui-ci et le tube cardiaque forme une sorte de *jabot (ja)* à l'entrée du gésier. Cet appareil digestif présente donc une différenciation que ne possède pas celui des espèces précédentes, et il y aurait peut-être lieu, ici, de ne pas donner une signification aussi étendue à la dénomination d'estomac. Je la conserverai, cependant, et j'essaierai d'expliquer quels sont les organes qui, dans l'estomac des espèces dépourvues de gésier, peuvent être considérés comme étant les homologues des différentes parties de l'estomac dans les espèces pourvues d'un gésier. Mais, par suite des particularités de structure que présentent ces dernières, j'étudierai séparément l'estomac dans les unes et dans les autres.

a. — *Estomac dépourvu de gésier*

La *portion cardiaque* de l'estomac forme un tube plus ou moins allongé, situé dans la direction de l'œsophage lorsque le polypide est complètement dévaginé, mais plus ou moins recourbé en S (Pl. VI, fig. 1, 7 et 11, *ca*) ou plissé sur lui-même (Pl. VII, fig. 12, *ca*) lorsque le polypide est rétracté. Légèrement rétréci au niveau de l'œsophage, il se dilate légèrement, bientôt après, et conserve les mêmes dimensions sur tout son parcours, sauf à l'extrémité stomacale, où il s'élargit graduellement et s'abouche grandement dans la cavité de l'estomac proprement dit. Sur les coupes transversales (Pl. VI, fig. 6 ; Pl. VII, fig. 3 et 10) la section de sa cavité présente une forme plus ou moins étoilée, par suite des saillies que forment les cellules épithéliales qui la limitent.

L'*estomac proprement dit* (*est*) ne se distingue généralement pas du *cæcum* (*cæc*) et forme avec lui une poche très spacieuse (Pl. VI, fig. 7, 11 ; Pl. VII, fig. 1, 12 et 17), d'autant plus allongée que le bryozoïde est lui-même plus long (*Aetea anguina, Cylindrœcium dilatatum :* Pl. VII, fig. 12). Sa cavité, que l'on peut confondre avec

celle du cæcum, est aussi plus ou moins découpée, mais sans jamais avoir l'aspect stelliforme de la cavité de la région cardiaque, sur les coupes transversales.

La *région pylorique*, ou région terminale de l'estomac, a la forme d'un cône évidé dont le sommet s'ouvre dans le rectum, tandis que la base recouvre l'estomac. Dépourvue de granulations colorées, on peut voir par transparence, à travers ses parois constitutives, et sur le vivant, les cils vibratiles que porte son épithélium interne.

Quelle que soit la partie de l'estomac que l'on considère, portion cardiaque, estomac proprement dit, cæcum ou région pylorique, ses parois comprennent toujours un épithélium interne limitant la cavité digestive, une membrane basale contre laquelle adhère la face profonde de l'épithélium interne et un revêtement cellulaire externe.

La structure de l'épithélium interne est la même pour toutes les parties de l'estomac qui, sur le vivant, sont pourvues de granulations colorées. C'est un épithélium cylindrique uniquement constitué par des éléments glandulaires dont le protoplasme, très vésiculeux dans la partie périphérique, est plus ou moins granuleux et condensé dans la partie profonde des cellules où se trouve un noyau arrondi. Sur les coupes transversales (Pl. VI, fig. 6; Pl. VII, fig. 3, 10 et 15 — *ca, est, cæc*) et longitudinales (Pl. VI, fig. 11 ; Pl. VII, fig. 1, 12 et 17 — *ca, est, cæc*), on ne distingue que très imparfaitement les limites cellulaires. Quant à la membrane périphérique qui est toujours très mince, elle est le plus souvent distendue par les vésicules sous-jacentes, faisant hernie dans la cavité digestive, lesquelles finissent par la rompre et déversent leur contenu dans cette dernière. Toutes ces cellules glandulaires n'ont pas la même hauteur et toutes ne se comportent pas également avec les teintures. Dans les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine combinées, les unes ont une coloration violacée presque uniforme et d'autres ne possèdent cette couleur que dans la partie profonde, tandis qu'elles sont plus ou moins colorées en rose dans la partie périphérique. Cette différence dans la manière dont ces éléments se comportent vis-à-vis des colorants, dépend essentiellement de la structure plus ou moins vésiculeuse du protoplasme qu'ils renferment. On constate facilement que, plus les vésicules sont abondantes dans une cellule, plus celle-ci est colorée en rose par l'éosine ; au contraire, les cellules pauvres en vésicules ont une coloration violacée due à l'héma-

toxyline, d'autant plus grande qu'elles sont plus riches en granulations protoplasmiques.

Sur les coupes, on n'observe plus trace des granulations colorées que les éléments épithéliaux renfermaient sur le vivant. Elles ont disparu sous l'action des réactifs, et plus particulièrement des alcools dans lesquels la substance qui les colore m'a paru se dissoudre. Toutefois, dans certaines séries de coupes, soit que les échantillons n'eussent pas séjourné assez de temps dans les réactifs, soit pour toute autre cause que je n'ai pas essayé de pénétrer, j'ai retrouvé les granulations colorées des parois stomacales. Cette circonstance, tout à fait fortuite, a été très heureuse, car elle m'a permis de n'avoir plus aucun doute sur l'origine des vésicules que présentent les cellules épithéliales, en même temps que j'ai pu en suivre l'évolution. Ces vésicules apparaissent dans la portion basilaire des cellules stomacales sous la forme de fines granulations arrondies, dont les dimensions vont augmentant au fur et à mesure qu'elles se rapprochent de la périphérie, où elles possèdent un caractère vésiculaire très prononcé. Une, quelquefois deux de ces vésicules se montrent contre le bord libre de la cellule épithéliale, en distendent la membrane, et, dans quelques cas, on les voit engagées dans l'orifice formé par la rupture de cette dernière, occupant en partie la lumière stomacale et en partie la cavité cellulaire. Il ne peut donc exister de doute à cet égard, et la structure vacuolaire du protoplasme des cellules stomacales doit être attribuée à l'existence des vésicules colorées sur le vivant, dont le contenu a été dissous par les réactifs.

Dans la partie de l'estomac proprement dit, où sur le vivant les granulations colorées font défaut (Pl. VI, fig. 1, *a*), l'épithélium interne ne possède pas le caractère glandulaire qu'on lui observe dans les parties pourvues de ces granulations. Il est encore formé d'éléments cylindriques, prismatiques par pression réciproque, mais à bord périphérique aplati et recouvert d'une cuticule assez distincte, continue d'une cellule à l'autre (Pl. VI, fig. 11 et Pl. VII, fig. 1 et 12, *a*). Le protoplasme qu'elles renferment, finement granuleux, mais non vésiculeux, se colore assez uniformément en rose-violacé par l'hématoxyline et l'éosine, tandis que le noyau, arrondi, prend une coloration violette beaucoup plus intense.

L'épithélium interne de la région pylorique est encore formé d'éléments cylindriques non glandulaires. Les cellules, très étroites

et très distinctes les unes des autres, sont pourvues d'un plateau cuticulaire cilié, indépendant. Pauvres en granulations protoplasmiques, elles se colorent assez uniformément en rose par l'éosine, à l'exception du noyau, qui, allongé dans le sens de la cellule, se colore en violet par l'hématoxyline.

La membrane basale, à laquelle adhère la face profonde de l'épithélium interne, est très mince et ne se distingue qu'avec les forts grossissements (Obj. immersion Leitz, 1/12 de pouce). Elle est la continuation de la membrane basale de l'œsophage et se continue elle-même à la surface externe de l'épithélium rectal.

La structure du revêtement cellulaire externe, dans la région stomacale comme dans la région rectale où on le retrouve, présente des caractères assez variables, au moins en apparence, suivant l'état de contraction plus ou moins grande dans lequel les polypides ont été tués par les réactifs fixateurs. Le plus généralement, sur les coupes transversales (Pl. VI, fig. 6 et Pl. VII, fig. 3, 10 et 15) et sur les coupes longitudinales (Pl. VI, fig. 11 ; pl. VII, fig. 1 et 12), ce revêtement (*rm*) se montre sous la forme d'une très mince couche continue de protoplasme, dans l'épaisseur de laquelle, et de distance en distance, on voit des noyaux généralement allongés. C'est tout ce que l'on peut distinguer, même avec les plus forts grossissements, dans ces préparations où le polypide été tué dans un état de contraction très faible. Dans d'autres cas, et sans doute parce que le polypide s'est fortement contracté sur lui-même, la couche de protoplasme fondamental qui forme ce revêtement possède une certaine épaisseur, et les noyaux qu'elle renferme y sont distribués sur des plans différents ; quelquefois même, ces noyaux, un peu plus petits du côté de la membrane basale qu'à la périphérie du revêtement, se trouvent directement superposés ; mais rien, dans la structure du protoplasme, n'indique une différenciation quelconque (Pl. VII, fig. 3, *rm*). Enfin, sur quelques coupes tangentielles de l'estomac dans des polypides grandement rétractés sur eux-mêmes, on remarque que les noyaux du revêtement cellulaire externe sont, les uns allongés transversalement, les autres longitudinalement ; en même temps, il semble qu'il existe une orientation des granulations protoplasmiques dans le sens de l'allongement des noyaux, déterminant des traînées transversales et longitudinales dans la partie profonde de la couche protoplasmique. Telles sont les indications que four-

nissent les coupes sur la constitution histologique du revêtement cellulaire externe de l'estomac.

La méthode des imprégnations, que j'ai employée à plusieurs reprises et sur de nombreuses espèces dans lesquelles je mettais le polypide à nu, afin de faciliter l'action des réactifs, ne m'a donné aucun résultat. Cette couche cellulaire, comme celle de l'œsophage et celle de la gaine tentaculaire, dans laquelle le vert de méthyle acéto-osmique et le carmin de Schneider rendent les noyaux très apparents et dessinent le contour losangique des cellules constitutives en colorant leurs granulations marginales, ne se laisse pas imprégner par le nitrate d'argent, tout comme s'il n'existait pas d'espaces intercellulaires.

Comment donc interpréter cette structure ?

L'opinion à laquelle on est fatalement conduit lorsqu'on a observé les mouvements assez violents et souvent répétés de différentes parties de la région digestive du polypide, est que les parois de cette dernière sont pourvues d'éléments contractiles. Mais, tandis que dans l'œsophage comme dans le pharynx, nous avons constaté l'existence de fibres musculaires circulaires très différenciées du reste des tissus, dans l'estomac — et il en est de même dans le rectum — le revêtement externe ne montre qu'une simple superposition des plans occupés par les noyaux et une orientation du protoplasme voisin de la membrane basale dans le sens de l'allongement de ces noyaux. C'est là, me semble-t-il, l'indice d'un commencement de différenciation fibrillaire s'effectuant dans la partie profonde de ce revêtement.

b.—*Estomac pourvu d'un gésier*

Dans les espèces cténostomes où l'estomac est pourvu d'un gésier, le tube cardiaque est beaucoup plus allongé que dans les espèces dont le polypide est dépourvu de gésier, et fortement recourbé en S. Légèrement aplati dorso-frontalement, et paraissant strié transversalement dans *Bowerbankia pustulosa* (Pl. VI, fig. 13, *ca*), il est à peu près cylindrique et non strié dans les trois autres espèces (*Amathia lendigera*, *A. semiconvoluta* et *Vesicularia spinosa*). D'un diamètre à peu près uniforme sur tout son parcours, le tube cardiaque se rétrécit graduellement dans sa portion terminale pour se dilater de nouveau, mais très légèrement, avant d'aboutir au jabot (Pl. VI, fig. 13, *ja*). Celui-ci, dont les parois sont finement granu-

leuses, forme comme une sorte de coupole placée au-dessus du gésier.

Rendu très distinct par les ornementations qu'il présente, le gésier (Pl. VI, fig. 13, *ge*) a la forme d'une sphère tronquée aux deux pôles. Beaucoup plus grand que le jabot, il est encore un peu plus large que l'estomac et le cæcum, placés immédiatement au-dessous de lui. Sur le vivant, sa surface se montre découpée par un treillissage losangique, très régulier et du plus bel aspect, produit par la vue en coupe optique des membranes cellulaires épaissies de l'épithélium interne. Elle se montre pourvue aussi d'une striation transversale très serrée, donnant au gésier des reflets irisés lorsqu'on fait varier le point sous le microscope. Cette striation est due à la puissante couche de fibres musculaires circulaires qui entourent cet organe.

L'estomac et le cæcum, totalement confondus en une même poche, sont les seules parties de la région stomacale dans lesquelles les parois soient pourvues de granulations colorées en rougebrun. Le pylore, rejeté latéralement, présente les mêmes caractères que dans les espèces dont l'estomac est dépourvu de gésier.

On ne retrouve pas dans la structure de ces différentes portions de l'estomac, le caractère d'uniformité que nous avons observé dans les diverses régions stomacales des espèces à polypides privés de gésier. Toutes, cependant, sont constituées par un épithélium interne, une membrane basale et un revêtement cellulaire externe ; mais, à l'exception de la membrane basale, les deux autres tissus présentent des modifications plus ou moins grandes, suivant les différentes parties, et quelquefois aussi, suivant les espèces considérées.

Dans la région cardiaque, le revêtement cellulaire et la membrane basale ne présentent aucune particularité, comparativement aux mêmes couches dans les espèces dépourvues de gésier. L'épithélium interne, au contraire, offre d'assez grandes différences. Dans *Amathia lendigera* (Pl. VII, fig. 8, *ca*) et *A. semiconvoluta*, cet épithélium est formé d'éléments cubiques distincts, à bord périphérique arrondi. Le protoplasme qu'ils contiennent est finement granuleux, mais beaucoup plus dans la portion basilaire de la cellule où se trouve le noyau que dans la portion périphérique. Chez *Bowerbankia pustulosa*, l'épithélium interne peut revêtir deux

formes différentes. La figure 4 (Pl. VII) montre en *ca* un épithélium formé d'éléments coniques, distincts, dans lesquels le protoplasme, très finement granuleux, est coloré en violet pâle sur les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine. La figure 7 (Pl. VII) montre encore en *ca* un épithélium dont les éléments ont une forme très spéciale : ils comprennent une portion basilaire, tabulaire, adhérente à la membrane basale, du centre de laquelle s'élève un prolongement cylindrique, délicat, arrondi, légèrement dilaté à son extrémité supérieure dans laquelle le noyau est situé. Le protoplasme, finement granuleux dans la partie cylindrique, est très condensé dans la partie tabulaire où il se colore fortement en rose violacé, tandis que dans la partie cylindrique, il se colore en violet clair. Ces éléments cellulaires sont disposés en rangées transversales et donnent au cardia l'aspect strié que je lui ai déjà signalé. Ces deux sortes de cellules entrant dans la constitution de l'épithélium interne de la région cardiaque dans *Bowerbankia pustulosa,* se retrouvent souvent dans la série des coupes d'un même polypide et leur distribution n'a rien de régulier. Elles ne doivent être considérées que comme deux états différents de la même forme cellulaire.

L'épithélium cardiaque, bien que je n'aie pas retrouvé dans le protoplasme une structure réticulée ou vésiculeuse, doit être considéré, néanmoins, comme épithélium glandulaire : le bord périphérique arrondi des cellules dans *Amathia* et leur forme dans *Bowerbankia pustulosa* indiquent une fonction glandulaire, les cellules coniques (Pl. VII, fig. 4, *ca*) n'étant autre chose que les cellules tabulaires à prolongements cylindriques (Pl. VII, fig. 7, *ca*) ayant déversé leur contenu.

La structure épithéliale du jabot rappelle quelque peu l'épithélium glandulaire stomacal des espèces dépourvues de gésier, dont elle ne diffère que par la forme un peu moins rétrécie des cellules. Le protoplasme y est légèrement vacuolaire, mais les éléments y sont de forme presque cubique et ne passent à la forme cylindrique que dans le voisinage immédiat du gésier, où ils constituent une sorte d'appareil valvulaire.

Les parois du gésier (Pl. VII, fig. 4 et 8, *ge*) sont encore formées d'un épithélium interne (*d*), d'une membrane basale (*mb*) et d'un revêtement cellulaire externe (*rm*) ; mais, entre celui-ci et la mem-

brane basale, se trouve une couche assez épaisse de fibres musculaires circulaires (*cm*).

L'épithélium interne (*d*) est composé d'éléments cellulaires cylindro-coniques reposant par leur base sur la membrane anhiste (*mb*), et dont les membranes latérales s'épaississent graduellement de la base au sommet, constituant un renflement terminal plus ou moins développé et généralement terminé en pointe. Ces cellules, qui ont tout l'aspect de dents, ne sont pas toutes de mêmes dimensions, et l'on peut distinguer des dents latérales très fortes et très hautes, et des dents frontales et dorsales moins hautes et beaucoup moins fortes. Toutes, cependant, ont une cavité conique renfermant un protoplasme pauvre en granulations et un noyau dont la situation est variable. La membrane anhiste ou basale (*mb*) qui entoure le gésier ne diffère pas de celle des parois de l'œsophage et de la région cardiaque.

La couche musculaire (Pl. VII, fig. 4 et 8, *cm*) est constituée par la réunion et la superposition d'un très grand nombre de fibrilles se colorant uniformément en rose vif par l'éosine. Ce sont donc des fibres lisses, dans lesquelles je n'ai pu découvrir le noyau qui, cependant, ne doit pas avoir disparu. Ces fibrilles, fines et délicates, entourent complètement le gésier, auquel elles constituent une puissante musculature. Leur direction est transversale.

Quant au revêtement cellulaire (Pl. VII, fig. 4 et 8, *rm*) qui repose sur les fibrilles musculaires, il est essentiellement formé d'une couche de protoplasme dans laquelle se trouvent, de distance en distance, des noyaux faisant légèrement saillie à la surface libre. Il offre, par conséquent, les mêmes caractères que le revêtement péritonéal dans la *Bugula Sabatieri*.

Au sujet de la région pylorique, je n'aurai rien à ajouter à ce que j'en ai déjà dit pour les espèces à estomac dépourvu de gésier, sa structure ne présentant aucune particularité.

§ 3. — Rectum

Le *rectum* forme une poche ovoïde plus ou moins allongée vers l'extrémité anale, occupant une direction rectiligne avec l'estomac et le cæcum stomacal lorsque le polypide est dévaginé, ou même lorsqu'il est invaginé, dans les bryozoïdes qui ont une longueur suffisante (*Aetea anguina*, *Cylindrœcium dilatatum* = Pl. VII,

fig. 12, *Crisia denticulata* = Pl. VII, fig. 17, etc.). Lorsque le polypide est à l'état de repos, lorsqu'il est invaginé, le rectum (*re*) s'incurve dans le voisinage du pylore et se dirige de haut en bas pour se porter sur la gaine tentaculaire, dans les parois de laquelle est situé son orifice terminal, l'*anus* (Pl. VI, fig. 1, 7, 11 et 13 ; Pl. VII, fig. 1, 12 et 17 — *an*).

Généralement coloré par des granulations de même nature que celles qui colorent les parois stomacales, le rectum a la même structure que ces dernières. Son épithélium interne (Pl. VI, fig. 11 ; Pl. VII, fig. 1, 4, 8, 10, 12, 15 et 17 — *re*) est constitué par des cellules cylindriques à protoplasme plus ou moins vésiculeux et d'autant moins coloré par les teintures qu'il est plus vésiculeux. C'est un épithélium glandulaire, bien comparable à celui du cæcum stomacal. Dans une seule espèce, la *Membranipora pilosa*, cet épithélium se montre pourvu de cils vibratiles qui, sur le vivant, tiennent les matières fécales en mouvement continuel. Sur les coupes (Pl. VI, fig. 2, *re*), les éléments de cet épithélium qui possèdent encore le caractère glandulaire, se montrent porteurs d'un cil, rarement de deux cils, assez forts, portés par la fine membrane du bord périphérique dont ils paraissent n'être qu'une simple expansion filiforme.

Le revêtement cellulaire, limitant extérieurement le rectum, possède encore les caractères que nous lui avons toujours reconnus dans la région stomacale, à l'exception du gésier ; mais il semble, cependant, qu'au voisinage de l'anus, la différenciation fibrillaire y soit un peu plus accusée.

§ 4. — Historique

Les subdivisions qui ont été faites dans les descriptions de la partie digestive du polypide ne concordent pas toutes, par suite même des fonctions différentes que les auteurs ont attribuées à chacune des parties constitutives. La plupart de ces derniers, cependant, les ont établies sur les caractères morphologiques extérieurs, et ont considéré comme formant des portions bien distinctes, des parties qui, telles que la région tubulaire cardiaque et l'estomac proprement dit ou le cæcum stomacal, possèdent une structure ne permettant pas de les distinguer l'une de l'autre, autrement que par la forme extérieure.

C'est ainsi que **Van Beneden** (45, p. 6) a divisé le canal intestinal de *Laguncula repens* en quatre compartiments : 1° la cavité buccale, s'étendant de la base des tentacules au niveau du cardia ; 2° l'œsophage, comprenant la région cardiaque stomacale ; 3° l'estomac ; 4° l'intestin, auquel j'ai donné le nom de rectum.

Nitsche (71), pour *Flustra membranacea*, réunit le pharynx et l'œsophage sous la dénomination d'œsophage, mais il reconnaît dans l'estomac une région cardiaque, un cæcum et une région pylorique ; enfin, il appelle intestin la partie terminale du tube digestif.

Ehlers (76), dans *Hypophorella expansa*, ne considère que trois parties : une région céphalique ou antérieure («Schlündkopf»), une région moyenne (« Mitteldarm ») et une région terminale (« Enddarm »). Le pharynx, l'œsophage et la portion cardiaque entrent dans la composition de la région antérieure ; l'estomac, le cæcum et le pylore forment la région moyenne ; le rectum constitue la région terminale.

Dans *Flustra membranaceo truncata*, **Vigelius** (83) donne le nom de pharynx à l'œsophage et au pharynx réunis, puis fait les mêmes subdivisions que **Nitsche**, et désigne la partie terminale du tube digestif sous le nom de rectum, tandis que ce dernier l'a appelée intestin.

Quant à la structure histologique, tous les auteurs ont reconnu l'épithélium limitant la cavité digestive avec ses principaux caractères : cilié, dans la portion antérieure ou pharyngienne et dans la région pylorique ; glandulaire, dans la région cardiaque, le cæcum stomacal, l'estomac proprement dit et le rectum. Pour ce qui regarde l'épithélium œsophagien, aucun d'eux n'a observé les épaississements des membranes cellulaires latérales. **Nitsche** (74) le décrit comme étant un épithélium formé d'éléments cylindriques privés de noyaux, dont les membranes latérales très minces donnent un aspect comparable à celui d'une toile d'araignée. **Vigelius** (83) a observé les noyaux dans cette couche épithéliale. **Davenport** (91, p. 63) donne de cet épithélium œsophagien, à propos de sa différenciation dans le jeune polypide, une description un peu spéciale : « In Cheilostomes the cells of this region gradually become « vacuolated, until finally very little stainable protoplasma remains. « The nucleus lies at the deep ends of the cells. A very peculiar modi- « fication of the cell valls takes place, in that they become plainly

» perforated by holes through wich the adjacent cells are in com-
» munication (Fig. 85). It is in a region similar to this that the cells
» become cuticularized in Bowerbankia to form the so-called giz-
» zard. »

La membrane basale sur laquelle repose l'épithélium digestif, a été observée dans tous les cas. Mais les opinions varient sur la structure du revêtement cellulaire externe : **Nitsche** (71) a vu les fibres musculaires circulaires péri-pharyngiennes et péri-œsophagiennes et n'a pas indiqué l'existence de la couche cellulaire externe. **Ehlers** (76) signale à la surface de la membrane hyaline des noyaux épars. Enfin, **Vigelius** (83) y découvre un plexus parenchymateux, la « *Darmschitcht* » de son « *Parenchymgewebe* ».

§ 5. — Discussion

Je n'insisterai pas sur les faits qui m'ont guidé dans la subdivision de la partie digestive du polypide en pharynx, œsophage, estomac et rectum. Ces régions, qui se distinguent déjà, tout naturellement, dans le polypide observé en masse et sur le vivant, possèdent une structure histologique assez différente, et j'établirai bientôt que les fonctions qu'elles remplissent diffèrent elles-mêmes. A son tour, le développement indiquera une distinction capitale à établir entre la portion cardiaque de l'estomac et l'œsophage ; car, tandis que la première dérive du diverticule intestinal, le second provient, au contraire, de l'évagination du disque lophophorique.

En ce qui concerne l'épithélium œsophagien, que **Davenport** considère comme formé d'éléments dont les membranes latérales sont perforées, je ne peux que rapporter cette opinion à une simple illusion d'optique dont j'ai été l'objet moi-même. Les épaississements que présentent ces membranes simulent bien, en effet, l'existence de pores occupant leurs intervalles ; mais ce n'est qu'une apparence qui s'efface bientôt par l'usage de grossissements un peu forts, avec lesquels on constate la continuité de la membrane cellulaire à travers les parties amincies. Je répondrai encore à la dernière partie de la citation de **Davenport**, en disant qu'il n'y a aucun rapport de situation entre le gésier de *Bowerbankia* et l'œsophage des Chéilostomes. L'œsophage existe dans *Bowerbankia* comme dans les Chéilostomes, et le gésier n'est que la partie terminale de

la région cardiaque modifiée, tandis que l'œsophage précède toujours cette dernière.

Les coupes transversales et longitudinales des différentes parties du polypide, y compris même la gaine tentaculaire, montrent clairement que la couche cellulaire externe de l'appareil digestif forme un revêtement continu avec lequel les tractus du tissu mésenchymateux se mettent en relation, donnant quelquefois l'aspect d'une structure réticulée rapportée par **Vigelius**.

§ 6. — Conclusions

D'après les caractères morphologiques externes, on peut établir dans la portion digestive du polypide trois régions principales : l'*œsophage*, antérieur ; l'*estomac*, moyen ; et le *rectum*, terminal. L'œsophage et le rectum sont toujours simples. L'estomac, au contraire, est subdivisé généralement en quatre parties secondaires : le *cardia*, le *cæcum stomacal*, l'*estomac proprement dit* et le *pylore*, qui, chez quelques espèces cténostomes, sont au nombre de six, par suite de la formation aux dépens du cardia de deux renflements terminaux, le *jabot* et le *gésier*.

Quelle que soit la région que l'on considère, ces différentes parties sont constituées par un *épithélium interne* limitant la cavité digestive et adhérant à une *membrane basale*, sur l'autre face de laquelle se trouve un *revêtement cellulaire externe* dont les éléments présentent une différenciation plus ou moins accentuée en fibres musculaires.

L'épithélium interne, formé d'éléments cylindriques, est revêtu d'une cuticule simple dans l'œsophage, ciliée dans le pylore ; partout ailleurs, ces éléments sont glandulaires, à l'exception, cependant, du gésier, où les membranes cellulaires étant fortement chitinisées, les cellules épithéliales constituent des sortes de dents.

Le revêtement cellulaire externe, dont la partie profonde est nettement différenciée en fibres musculaires circulaires au niveau de l'œsophage et du gésier, est formé de cellules allongées peu distinctes entre elles, montrant au niveau des régions stomacale et rectale un commencement de différenciation fibrillaire.

CHAPITRE V

CAVITÉ GÉNÉRALE ET SON CONTENU

La *cavité générale* du bryozoïde, quelle que soit l'espèce que l'on considère, est limitée extérieurement par les parois du bryozoïde et intérieurement par le polypide. Elle se trouve donc comprise entre l'épiderme et le revêtement cellulaire externe du polypide. C'est une cavité essentiellement close dans toutes les espèces que j'ai étudiées, à l'exception de la *Membranipora pilosa* et de l'*Alcyonidium cellarioïdes* où, par suite de l'existence d'un organe intertentaculaire, elle peut être considérée comme communiquant avec le milieu extérieur à chacune des dévaginations du polypide. Elle ne présente pas non plus de communication avec la cavité générale des bryozoïdes voisins, car les pores de ce nom que présentent les cloisons interzoéciales, sont entièrement occupés par le tissu funiculaire auxquel ils livrent passage.

Nous connaissons déjà la structure de l'épiderme et celle du revêtement cellulaire externe du polypide. L'épiderme ou endocyste, regardé par la plupart des auteurs comme une membrane épithéliale ayant perdu ses limites cellulaires, offre, après imprégnation par le nitrate d'argent, tous les caractères d'un endothélium à contours cellulaires plus ou moins festonnés. Il n'en est pas de même pour le revêtement externe du polypide, sur lequel le nitrate d'argent est sans effet, mais qui, cependant, et autant qu'on peut en juger sur des préparations colorées en masse, est formé d'éléments losangiques, allongés, presque fusiformes.

La cavité générale est occupée par un liquide, le *liquide de la cavité générale*, dans lequel baignent des éléments figurés assez nombreux, les *leucocytes*, et des *tissus* qui, en apparence, distincts entre eux, présentent, toutefois, des relations et une structure indiquant des liens de parenté tels que, ainsi que je l'ai fait dans

l'étude de la *Bugula Sabatieri*, je les confondrai sous la dénomination générale de *tissu mésenchymateux*, et enfin, les *éléments reproducteurs*.

§ 1. — Liquide de la cavité générale

Le liquide de la cavité générale constitue le fluide nourricier, le *sang* du bryozoïde. Observé dans un bryozoïde vivant, il présente une légère coloration vert-d'eau, suffisamment accentuée, cependant, pour qu'on puisse la différencier de l'eau de mer dans laquelle la colonie est placée. De nature albumineuse, il précipite très légèrement par l'alcool, ce que l'on constate facilement par le trouble apporté à sa transparence dans les échantillons conservés dans les alcools.

§ 2. — Leucocytes

Les leucocytes offrent des caractères assez uniformes dans tous les Bryozoaires ectoproctes marins, où, comme dans *Bugula Sabatieri*, on peut en distinguer de deux sortes : des *leucocytes vésiculaires* et des *leucocytes sphérulaires*.

Observés sur le vivant, les *leucocytes vésiculaires* ont dans le même bryozoïde, une forme et des dimensions variables, dépendant surtout du nombre de vésicules dont ils sont constitués et du nombre de prolongements qu'ils émettent à leur périphérie. Ils peuvent être *univésiculés*, simples, soit sphériques, s'ils sont dépourvus de prolongements (Pl. VIII, fig. 1, 5, 7, 20, 16, 10 et 21, *a*), soit ovoïdes ou fusiformes et possédant un prolongement à chacune de leurs extrémités (Pl. VIII, fig. 1 et 10, *a'*), soit prismatiques avec un prolongement à chacun de leurs sommets (Pl. VIII, fig. 3 et 10, *a''*). Plus souvent, ils sont *plurivésiculés* et généralement pourvus d'un certain nombre de prolongements (Pl. VIII, fig. 1, 3, 5, 7 et 10, *b*), qui ne font défaut que dans *Amathia semiconvoluta*, où ces leucocytes ont un aspect morulaire d'autant plus accusé que le nombre des vésicules est plus grand (Pl. VIII, fig. 16, *b'*). Leur coloration est elle-même variable dans le même bryozoïde qui peut posséder, à la fois, des leucocytes plus ou moins colorés en vert ou plus ou moins colorés en jaune.

Le contenu des leucocytes vésiculaires est assez homogène. On distingue toujours au sein du liquide renfermé dans chacune des

vésicules dont ils sont composés, un petit nombre de granulations très réfringentes, colorées en vert foncé, animées d'un mouvement brownien très prononcé. A l'exemple de **Cuénot** (91), je les désignerai sous le nom de *granules albuminogènes*. Dans *Bugula avicularia* et dans *Amathia lendigera*, ces granules sont beaucoup plus nombreux, et, dans quelques leucocytes, le nombre en est si grand qu'on a, en les examinant, l'illusion d'un fourmillement de petits animalcules ; ils conservent leurs mouvements pendant un temps assez long, après lequel ils s'agrègent et constituent un grumeau central immobile (Pl. VIII, fig. 3 et fig. 20, b_1). Les leucocytes vésiculaires d'*Amathia semiconvoluta* (Pl. VIII, fig. 16, *a* et *b'*) et ceux de *Bowerbankia pustulosa* sous l'indication *a* dans la figure 13 (Pl. VI) et dans la figure 21 (Pl. VIII), ont un contenu opaque et très réfringent ne permettant pas de distinguer les granules albuminogènes. Dans aucun cas, on ne distingue de noyau.

Tous ces leucocytes vésiculaires, en dehors des longs prolongements effilés qu'ils présentent et au moyen desquels ils peuvent s'unir les uns aux autres, émettent encore, quand ils sont libres, des pseudopodes leur servant à se déplacer au sein du liquide de la cavité générale ; ce sont donc des *amibocytes*. On constate, en effet, sous le compresseur ou dans les dissociations d'une colonie, que ces leucocytes, réunis entre eux par les longs prolongements dont ils sont pourvus, retirent à un moment donné ces prolongements, s'isolent et produisent alors les pseudopodes à l'aide desquels ils se meuvent. On voit aussi s'opérer le retrait de ces pseudopodes et se former consécutivement les prolongements par lesquels ils se relient de nouveau, soit aux leucocytes voisins, soit aux tractus du tissu mésenchymateux.

Lorsqu'on colore ces leucocytes sur le porte-objets, au moyen du vert de méthyle acéto-osmique, soit après dissociation, soit directement dans la cavité générale du bryozoïde, on observe une succession de phénomènes assez intéressants. Le premier effet du réactif est d'occasionner le retrait des prolongements réunissant les leucocytes entre eux ; ceux-ci, devenus libres, prennent la forme sphérique et se montrent constitués par un réticulum protoplasmique assez délicat, dont les mailles sont occupées par les vésicules. Le colorant révèle un beau noyau périphérique (Pl. VIII, fig. 17, *n*) entouré de fines granulations protoplasmiques qui se distinguent de plus en plus sur le trajet du réseau. Enfin, le réactif continuant

son action, on assiste au crèvement des vésicules, qui se vident à l'extérieur; le réticulum protoplasmique s'affaisse alors sur lui-même et tout le leucocyte prend un aspect ratatiné, comparable à celui que représente la figure 11 (Pl. III) se rapportant aux leucocytes de *Bugula Sabatieri*. On parvient au même résultat par l'emploi du carmin de Schneider ou, plus simplement, d'un fixateur quelconque. Les vapeurs d'acide osmique, une gouttelette du liquide de Roule introduite sous le couvre-objets, etc., produisent les mêmes effets, et c'est pourquoi ces éléments se montrent toujours sur les coupes histologiques avec la forme plus ou moins ratatinée représentée en *a* et *b* dans les figures 2 et 22 (Pl. VIII).

Dans la *Bowerbankia pustulosa* (Pl. VI, fig. 13 et Pl. VIII, fig. 21), en même temps que des leucocytes univésiculés (*a*) et des leucocytes sphérulaires (*c*), on trouve une troisième sorte de leucocytes (*d*), ayant l'aspect que prennent les leucocytes univésiculés lorsque les vésicules se sont rompues. Il est très probable que ces leucocytes (*d*) ne sont qu'une forme, dégénérescente sans doute, des leucocytes univésiculés (*a*) dont le contenu vésiculaire a été déversé.

Les *leucocytes sphérulaires* offrent moins de variations que les précédents, bien que se trouvant également représentés dans les différentes espèces, où ils sont toujours très nombreux.

Quand on les observe sur le vivant, ils se présentent le plus souvent avec une forme allongée, fusiforme (Pl. VI, fig. 13, et Pl. VIII, fig. 1, 3, 10, 16, 18, 19 et 20, *c*), plus rarement ovoïdes (Pl. VIII, fig. 10, *c*). Ils possèdent, dans tous les cas, un prolongement effilé à chacune de leurs extrémités, par l'intermédiaire duquel ils s'unissent entre eux ou bien aux leucocytes voisins, ou bien encore aux éléments du tissu mésenchymateux auquel ils semblent appartenir. Le plus fréquemment, ils sont pariétaux et paraissent adhérer à l'épiderme; mais on les rencontre aussi au sein de la cavité générale. Leur contenu est formé d'un nombre plus ou moins grand de sphérules très réfringentes, colorées en vert, baignant dans un protoplasme à aspect homogène, dans lequel on ne distingue pas de noyau.

Si on colore sur le vivant par le vert de méthyle acéto-osmique ou par le carmin de Schneider, une partie des faits que l'on observe, dans les mêmes circonstances, pour les leucocytes vésiculaires, se reproduisent avec les leucocytes sphérulaires : les prolongements se rétractent, les leucocytes deviennent libres et se ramassent quelque

peu sur eux-mêmes ; le noyau et quelques granulations protoplasmiques deviennent apparents, tandis que les sphérules qui ne perdent rien de leur réfringence, se colorent très vivement, tout comme dans la *Bugula Sabatieri* (Pl. III, fig. 11, *c*).

Sur les coupes histologiques et dans la plupart des espèces, les leucocytes sphérulaires s'y présentent sous la forme allongée ou sous la forme ramassée ; cependant, il semble que, dans quelques types, cette deuxième forme existe seule ; c'est le cas d'*Eucratea Lafontii*, *Membranipora Rosselii* et *Crisia denticulata* (Pl. VIII, fig. 22, *c*). Lorsque ces coupes sont traitées par l'hématoxyline et l'éosine, les sphérules possèdent une très belle coloration rose et le noyau est coloré en violet (Pl. VIII, fig. 2, 22 et 24, *c*). Avec le carmin boraté, les sphérules prennent une coloration rose, tandis que le noyau est coloré en un rouge plus vif, et il en est de même avec la safranine. Dans un même leucocyte et pour une même espèce, les sphérules présentent à peu près toutes les mêmes dimensions; celles-ci varient, au contraire, d'une espèce à l'autre : elles sont très grandes dans *Flustra securifrons* et *Crisia denticulata;* elles le sont moins dans *Bugula Sabatieri, B. avicularia, Cellaria fistulosa, Eucratea Lafontii,* etc.; elles sont beaucoup plus petites encore dans *Bugula calathus, B. turbinata, Caberea Boryi, Scrupocellaria scruposa, Schizoporella auriculata,* etc.

Les leucocytes sphérulaires, ainsi qu'il a été dit plus haut, sont abondants contre l'épiderme. On les trouve surtout au niveau des pores dans les espèces calcaires (Pl. VIII, fig. 15) et, dans *Crisia denticulata* en particulier, à chacun des pores que présentent les parois zoéciales ou celles de l'ovicelle, correspond un de ces leucocytes qui en occupe la cavité (Pl. VIII, fig. 23 et 24, *c*). Ils existent, enfin, dans l'hypostège des espèces à ectocyste double, groupés dans la cavité des pores, ainsi que dans la cavité des vésicules ovicelliennes des Chéilostomes, où je les signalerai encore plus loin.

§ 3. — Tissu mésenchymateux

Sous la dénomination de *tissu mésenchymateux,* j'ai déjà compris dans l'étude de la *Bugula Sabatieri* (p. 47 et 48), tous les tissus de la cavité générale compris entre l'épiderme et la membrane basale du polypide. J'en ai excepté, toutefois, les différents muscles, les leucocytes et les éléments reproducteurs, qui présentent une diffé-

renciation ne permettant pas de les confondre avec les autres tissus dont ils dérivent, cependant. De même, je n'ai pas séparé le revêtement externe du polypide des autres parties de celui-ci, mais j'ai fait remarquer que, par sa structure autant que par ses relations, il devait être considéré comme faisant partie du tissu mésenchymateux. Les conclusions tirées des faits observés chez la *Bugula Sabatieri* sont appuyées par l'étude comparée des différents types d'Ectoproctes marins, et, comme dans cette dernière espèce, je distinguerai encore dans le tissu mésenchymateux, le *tissu funiculaire* des anciens auteurs et le *réseau mésenchymateux pariétal*.

Dans les bryozoïdes des Ectoproctes marins, le *tissu funiculaire* est toujours représenté par un tractus cellulaire massif reliant la paroi inférieure du bryozoïde au cæcum du polypide, où il s'épanouit et se confond avec le revêtement cellulaire externe de ce dernier Pl. VI, fig. 1 et 11, et Pl. VII, fig. 1 et 12, *fuc*); c'est le *cordon funiculaire central*. Chez les Cténostomes stolonifères, ce cordon central constitue le seul représentant du tissu funiculaire dans le bryozoïde (Pl. VI, fig. 13, *fuc*). Partout ailleurs, avec lui on trouve un ou deux autres tractus réunissant les parois supérieure et inférieure du bryozoïde auxquels on donne le nom de *cordons funiculaires latéraux* (Pl. VI, fig. 1, *ful*) ; chacun de ceux-ci émet un certain nombre de branches se portant contre les parois latérales et que l'on appelle *cordons funiculaires transversaux* (Pl. VI, fig. 1, *fut* ; enfin, entre ces divers cordons et le revêtement externe du polypide et aussi le réseau mésenchymateux pariétal, il existe encore des anastomoses plus ou moins subdivisées et à dispositions très variables, formant un plexus à mailles généralement très larges que l'on peut désigner sous le nom de *plexus funiculaire*.

Parvenus au niveau des parois du bryozoïde, aux points mêmes où l'ectocyste porte les pores de communication, les cordons funiculaires, latéraux et transversaux, s'élargissent, s'épatent en une sorte de disque, et se mettent en relation, d'une part, avec le réseau mésenchymateux pariétal du bryozoïde auquel ils appartiennent, et d'autre part, se continuent à travers les pores de communication avec les cordons funiculaires des bryozoïdes voisins (Pl. VII, fig. 1, *plc*). Chez les Cténostomes stolonifères, chaque bryozoïde n'étant en relation qu'avec le stolon qui le porte, le cordon funiculaire central forme au niveau du pore de communication, un renflement demi-sphérique, à la périphérie duquel ses éléments se dissocient

plus ou moins et pasent au réseau mésenchymateux pariétal, tandis qu'il se trouve relié au renflement qui lui correspond de l'autre côté de la cloison basilaire, par un tractus qui traverse le pore de communication et l'occupe tout entier.

Il m'a paru inutile de faire une étude de la distribution exacte de ces différents cordons, d'autant plus qu'en dehors des troncs longitudinaux, tous les autres subissent des variations assez grandes dans les divers individus d'une même colonie. Il n'y a qu'un seul cordon longitudinal dans les espèces appartenant aux genres *Bugula*, *Aetea*, *Eucratea*, *Scrupocellaria*, *Caberea*, *Cellaria* et *Tubucellaria ;* il y en a deux dans *Membranipora pilosa*, *Microporella Malusii*, *Lepralia Pallasiana*, *L. foliacea* et *Umbonula verrucosa*.

La structure du tissu funiculaire, quelle que soit l'espèce et quel que soit le cordon ou l'anastomose que l'on considère, offre toujours des caractères identiques, et je n'aurai sans doute que bien peu à ajouter à l'étude assez détaillée qu'en a faite **Joliet** (77, p. 224 et suiv.). Sur le vivant, il se montre constitué par des éléments losangiformes allongés, que délimitent des stries assez apparentes, pourvues de nombreuses granulations vertes. Quelques-uns de ces éléments font saillie à la surface du cordon et renferment des granulations beaucoup plus abondantes que dans les autres ; quelques-uns encore qui, comme les précédents, donnent au tractus un aspect variqueux, se distinguent bien plus nettement du reste du tissu et sont pourvus de sphérules réfringentes comparables à celles des leucocytes sphérulaires. Si dans les espèces transparentes, on colore sur le vivant avec le vert de méthyle acéto-osmique, la structure précédente s'accuse davantage ; les éléments losangiques, presque fusiformes, apparaissent plus distinctement et se montrent pourvus d'un noyau ovoïde assez allongé, dans le sens même du tractus, mais se colorant faiblement ; les granulations prennent, au contraire, une coloration très vive, et les éléments pourvus de sphérules présentent tous les caractères des leucocytes sphérulaires.

Les coupes histologiques, transversales et longitudinales, confirment cette structure pour la partie centrale du cordon. Le tissu funiculaire est constitué par un protoplasme granuleux dans lequel les limites cellulaires sont peu distinctes, et dont les noyaux allongés dans le sens même des éléments, se colorent assez faiblement avec les différents réactifs (Pl. VI, fig. 11 ; Pl. VII, fig. 1 et 12 ;

Pl. VII, fig. 14 et Pl. IX, fig. 12 — *fuc*, *ful*, *fut*). Dans les parties correspondant aux pores de communication, la structure de ce tissu présente quelques particularités. Sur les coupes longitudinales, on constate que les noyaux funiculaires s'accumulent un peu au-dessus des pores ; les limites cellulaires, déjà peu apparentes, disparaissent complètement et le protoplasme, finement granuleux, forme des tractus passant à travers les pores et aboutissant à des tractus semblables provenant de l'autre côté de la paroi, avec lesquels ils se confondent (Pl. VI, fig. 11 ; Pl. VII, fig. 1 et Pl. VIII, fig. 14 — *plc*). Chez les Cténostomes stolonifères, les noyaux funiculaires se disposent à la périphérie du renflement demi-sphérique que forme le cordon central au niveau du pore de communication, et sont bien distincts des noyaux de l'épiderme avec lesquels on peut les confondre dans les autres groupes. Le renflement est formé essentiellement par du protoplasme finement granuleux qui se prolonge à travers le pore en un tractus assez fort reliant les deux renflements (Pl. VII, fig. 12, *pc*). Les coupes transversales sont peu instructives et ne donnent que des renseignements très imparfaits. La figure 14 (Pl. VI) représente une coupe transversale, légèrement oblique, passant au niveau d'une plaque de communication d'une paroi latérale de *Lepralia Pallasiana*. Elle montre un disque ovoïde dont les bords sont occupés par des noyaux pauvres en chromatine, appartenant au tissu funiculaire, et dont l'intérieur présente un certain nombre de noyaux plus colorés que les précédents, épars ou groupés par deux ou par trois dans une aire circulaire. Ces derniers appartiennent à l'épiderme. Entre ces noyaux on remarque encore une substance protoplasmique à granulations très fines appartenant au tissu cellulaire, laquelle occupe tous les vides. On n'y distingue pas d'orifices, par conséquent pas de pores, mais ceux-ci correspondent aux aires circulaires et se trouvent placés immédiatement au-dessous des noyaux épidermiques.

Le *réseau mésenchymateux pariétal* ne peut être étudié avec fruit que sur le vivant, dans les espèces transparentes. Les réactifs le dissocient, en effet, plus ou moins, et les préparations de types décalcifiés et fixés à la fois ne permettent d'acquérir que des notions très incomplètes sur sa structure ; cependant, elles montrent, par comparaison, que ce tissu offre des caractères à peu près uniformes dans les différentes espèces. Il est même utile avec les espèces transparentes de colorer en masse sur le vivant, soit par le vert de

méthyle, soit par le carmin de Schneider, à la condition, toutefois, d'observer ce réseau pendant que la coloration s'effectue, car l'action un peu trop prolongée de ces colorants-fixateurs détruit en partie les mailles du réseau. Le bleu de méthylène employé en solution très faible rend aussi de grands services dans cet ordre d'observations [1].

Le réseau mésenchymateux adhère à l'épiderme par sa face profonde, et est relié aux anostomoses du plexus funiculaire par sa face périphérique. Dans les régions voisines des pores de communication, les mailles deviennent de plus en plus serrées, jusqu'à former une couche continue se confondant avec l'épanouissement des cordons funiculaires à ce niveau. Observé directement sur le vivant, sans coloration préalable, il se montre coloré très légèrement en vert (*Bugula avicularia*, *B. calathus*, *B. turbinata* (Pl. VIII, fig. 1, *rmp*), *B. Sabatieri*, *Flustra securifrons* (Pl. VIII, fig. 10, *rmp*), *Membranipora pilosa*, *Bowerbankia pustulosa*, *Amathia lendigera*, et *A. semiconvoluta*), ou en jaune dans *Eucratea Lafontii* (Pl. VIII, fig. 9, *rmp*), ou bien encore coloré par un pigment variant entre le jaune-brun et le rouge-brun foncé dans *Bugula neritina* (Pl. VIII, fig. 5, *rmp*). Il est constitué par des parties élargies, légèrement renflées, desquelles partent des prolongements qui les réunissent. Ces prolongements fournissent eux-mêmes des trabécules plus ou moins grêles, s'anastomosant les uns avec les autres, de manière à circonscrire des espaces plus ou moins réduits, qui forment autant de petites mailles dans les mailles beaucoup plus grandes que limitent les prolongements. Ces trabécules apparaissent et disparaissent, se reforment de nouveau, soit dans les mêmes points, soit dans les points voisins, et donnent au réseau un aspect très variable d'un moment à l'autre. Les nodosités et leurs prolongements sont finement granuleux dans la plupart des espèces où le réseau est coloré en vert ; mais, chez *Flustra securifrons*, les granulations arrondies y sont beaucoup plus grandes, et donnent aux tractus un

---

[1] Je faisais vivre les colonies dans de l'eau de mer additionnée d'une faible quantité de solution de *bleu de méthylène* au 1/1000. Au bout de vingt-quatre heures, les différents tissus de la colonie se trouvaient suffisamment colorés pour que leur distinction fût facile, sans, cependant, que les polypides s'en montrassent indisposés, et le réseau mésenchymateux pariétal ne présentait aucune rupture dans ses fines anastomoses.

aspect vésiculeux (Pl. VIII, fig. 10, *rmp*). Dans *Eucratea Lafontii*, les granulations y sont encore arrondies et grandes, et ce sont elles qui, par la coloration jaune qu'elles possèdent, donnent au réseau sa couleur générale ; au niveau des renflements, ces granulations n'existent qu'à la périphérie et entourent une région centrale incolore (Pl. VIII, fig. 9, *rmp*). Dans *Bugula neritina*, le réseau observé avec les faibles grossissements offre un aspect grossièrement granuleux (Pl. VIII, fig. 5, *rmp*), et on constate, avec les grossissements un peu plus forts, qu'il est constitué par des granulations arrondies, très fortement colorées par le pigment qui donne au réseau sa coloration générale (Pl. VIII, fig. 6).

Après coloration par le bleu de méthylène, ou pendant la coloration par le vert de méthyle ou le carmin de Schneider, la structure de ce plexus pariétal se révèle avec toute la netteté désirable. Sa forme réticulée et ses relations sont bien celles que l'on observe directement sur le vivant. Les noyaux cellulaires se distinguent au centre de chacune des nodosités, et les granulations protoplasmiques se montrent disséminées autour de granulations plus grandes, qui doivent être des granules de réserve. Dans *Eucratea Lafontii*, le noyau occupe l'espace central de la nodosité, et les petites vésicules y sont disposées tout autour. Il n'en est pas de même dans *Bugula neritina*, où le pigment naturel, mélangé à la substance colorante, masque complètement le noyau. Quant aux fines trabécules qui constituent les mailles secondaires du réseau, elles disparaissent par l'action du vert de méthyle et du carmin de Schneider ; elles persistent au contraire avec le bleu de méthylène, et paraissent être formées uniquement d'un protoplasme hyalin.

Sur les coupes histologiques, le réseau mésenchymateux a perdu ses caractères essentiels et ce n'est que par lambeaux qu'on retrouve sa structure réticulée dans certaines coupes tangentielles (Pl. VIII, fig. 12). Il est le plus souvent représenté par quelques éléments, isolés ou groupés en petit nombre, accolés à l'épiderme ou simplement rapprochés, mais ne formant dans aucun cas une couche continue à l'intérieur de cet épiderme. Ces éléments, toujours plus nombreux au voisinage des pores de communication, sont encore bien représentés contre la paroi frontale des espèces pourvues de pores frontaux.

§ 4. — Historique

Je n'entrerai pas dans un long exposé des différentes opinions émises sur le contenu de la cavité générale des bryozoïdes dans les Ectoproctes marins, et je me bornerai à signaler les plus importantes. La plupart des auteurs ne donnent, d'ailleurs, que peu ou pas de renseignements sur le liquide de la cavité générale et les leucocytes, et il semble que leur attention n'ait porté que sur l'ensemble des tissus auxquels j'ai donné le nom de tissu mésenchymateux. Cependant, **Smitt** (65) a fait une étude assez approfondie des leucocytes qu'il désigne sous le nom de « *fettkroppar* » et que les auteurs anglais avaient signalés avant lui, sous le nom de « *floating cells* ».

Je ne citerai l'opinion de **Müller** (60), qui considérait le tissu funiculaire comme un *système nerveux colonial,* que pour rappeler que **Smitt** (65) et **Claparède** (71) ont adopté cette manière de voir.

Nitsche (71) a donné une description assez détaillée du tissu funiculaire dans *Flustra membranacea*, et, ne voulant pas lui attribuer une nature nerveuse, il émet la supposition que le cordon funiculaire central « *Funicularplatte* » sert principalement à assurer au polypide une position à peu près constante à l'intérieur de la zoécie.

Joliet (77), à qui doivent être rapportées la plupart de nos observations sur les attributions du tissu funiculaire, s'est attaché surtout à démontrer la nature non nerveuse du prétendu système nerveux colonial de **Müller**. Il a désigné sous le nom d'*endosarque* tous les tissus de la cavité générale compris entre l'endocyste et le polypide, mais il n'y comprend pas le revêtement cellulaire externe de ce dernier.

Vigelius (83-84), contre l'opinion duquel il a été fait d'assez nombreuses critiques, a méconnu l'existence de l'endocyste dans le bryozoïde adulte et a groupé tous les tissus de la cavité générale, situés entre le squelette zoécial et le polypide, sous l'appellation de « *Parenchymgewebe* », y compris le revêtement externe du polypide « *Darmschicht* ». Cet auteur a distingué dans son tissu parenchymateux, le réseau pariétal (« *Parietalschicht* ») et le revêtement poly-

pidien (« *Darmschicht* ») du tissu funiculaire (« *Stranggewebe* ») qui les réunit, et a attribué une structure réticulée aux deux premiers.

Ostroumoff (86), recherchant dans le bryozoïde adulte les tissus provenant de chacun des feuillets embryonnaires, range dans les dérivés mésodermiques, les éléments fusiformes sous-ectodermiques entrant dans la constitution du réseau funiculaire, ainsi que ceux situés sur la « *tunica propria* » des parois du polypide, qui, les uns et les autres, ne forment jamais un revêtement continu.

Seeliger (90), s'occupe surtout des régions en voie de bourgeonnement et reconnaît que dans beaucoup de cas, chez les bryozoïdes adultes, les éléments mésenchymateux ne forment pas un épithélium sous-ectodermique.

Davenport (91) annonce aussi que le mésoderme n'a pas le caractère épithélial qu'il représente chez les Phylactolèmes.

Enfin **Prouho** (92) donne le nom de *tissu mésodermique* à l'ensemble des tissus que j'ai désignés sous le nom de tissu mésenchymateux. Il constate, à son tour, que la couche mésodermique pariétale, continue dans l'oozoïde de *Flustrella hispida*, « perd souvent son caractère de membrane continue et se transforme en un réseau plus ou moins lâche ».

Ainsi donc, **Joliet** a été le premier à reconnaître la parenté existant entre le tissu funiculaire et son endosarque pariétal. **Vigelius** a encore étendu cette parenté au revêtement externe du polypide, sa « *Darmschicht* », mais il est dans l'erreur, ainsi qu'**Ostroumoff**, en attribuant à cette dernière la même structure réticulée qu'à la « *Parietalschicht* ». Nous avons vu, en effet, que cette couche formait un revêtement continu au polypide et que ce n'était qu'au voisinage de l'orifice zoécial qu'elle perdait ce caractère pour passer à la forme du réseau mésenchymateux pariétal avec lequel elle se continue.

Tous les auteurs, depuis **Vigelius**, s'accordent sur la disposition réticulée de la couche sous-épidermique qui ne forme jamais dans le bryozoïde adulte une membrane continue.

Je ne dirai rien des motifs qui m'ont conduit à substituer le nom de *tissu mésenchymateux* à ceux d'*endosarque* (**Joliet**), de *tissu parenchymateux* (**Vigelius** et de *tissu mésodermique* (**Prouho**), réservant l'explication de cette nouvelle dénomination jusqu'au moment où j'aurai établi l'origine et le mode de formation des différentes parties de ce tissu.

§ 5. — Conclusions

Chez tous les Ectoproctes marins, la *cavité générale du bryozoïde* normal, comprise entre l'épiderme et le polypide, est une cavité le plus généralement close et dépourvue de toute communication avec le milieu extérieur. Seules, les espèces pourvues d'un organe intertentaculaire peuvent être considérées comme présentant des dispositions favorables à une communication entre la cavité générale et le milieu extérieur.

La cavité générale renferme un liquide de nature légèrement albuminoïde, le *sang*, dans lequel baignent des éléments figurés : les *leucocytes* et le *tissu mésenchymateux*.

Les leucocytes sont de deux sortes : les uns, les *leucocytes sphérulaires*, ont une forme à peu près constante ; les autres, les *leucocytes vésiculaires*, sont de forme variable et revêtent souvent le caractère d'*amibocytes*.

Le tissu mésenchymateux comprend tous les éléments non libres de la cavité générale, situés entre l'épiderme et la membrane anhiste ou basale du polypide, exception faite des fibres musculaires polypidiennes et pariétales. Il est constitué par des cordons cellulaires massifs, les *cordons funiculaires*, reliés entre eux par des anastomoses de même structure, mais d'importance variable, lesquelles déterminent un plexus dont les mailles se resserrent au voisinage de l'épiderme où elles forment le *réseau mésenchymateux pariétal*, tandis qu'elles se confondent en une couche cellulaire continue à la surface du polypide où elles forment le *revêtement cellulaire externe du polypide*.

CHAPITRE VI

STOLON

Nous avons déjà vu (p. 132) que dans la tribu des Stolonifères, l'oozoïde ne donne jamais naissance par bourgeonnement à un bryozoïde normal. Il fournit un petit nombre de formations tubulaires, rampant à la surface des corps sous-marins ou prenant, au contraire, un port dressé, toujours ramifiées, lesquelles produisent les bourgeons blastozoïdaux. Ces formations tubulaires, d'autant plus étendues que la colonie est plus âgée, et à l'ensemble desquelles on a donné le nom de *stolon*, présentent de distance en distance des cloisons transversales qui les subdivisent en portions secondaires que l'on appelle *segments* ou *entre nœuds*. Chacun de ces segments porte un nombre de bryozoïdes variable suivant les espèces, mais assez constant dans la même espèce, dont la cavité est séparée de celle de l'entre-nœud par une cloison semblable à celles qui délimitent les segments. Ces différentes parties du stolon doivent être considérées comme représentant autant d'individus coloniaux modifiés, et c'est à ce titre que leur étude suit immédiatement celle du bryozoïde normal.

Parmi les Cténostomes observés, les espèces suivantes : *Vesicularia spinosa*, *Amathia lendigera*, *Amathia semiconvoluta*, *Bowerbankia pustulosa* et *Cylindræcium dilatatum*, se rangent dans la tribu des Stolonifères. Mais, tandis que dans les quatre premières, les bourgeons blastozoïdaux se séparent de très bonne heure du stolon par un cloisonnement basilaire, de manière que la cavité générale de l'un soit distincte de la cavité de l'autre, dans *Cylindræcium dilatatum*, au contraire, le bourgeon ne se sépare pas le plus souvent du segment stolonien et celui-ci entre dans la constitution du bryozoïde adulte (Pl. VII, fig. 12 et fig. 37 du texte, *b*). Une semblable zoécie ressemble beaucoup à celles d'*Aetea anguina*, par exemple, dans les Chéilostomes. Cependant, il n'en est pas tou-

jours ainsi et si certains segments (fig. 37 du texte, st_2) sont dépourvus de bryozoïdes, s'ils sont stériles, et constituent, par conséquent, de vrais entre-nœuds stoloniens, il en est d'autres encore, tel que celui représenté en st_3 (fig. 37 du texte), qui portent plusieurs bryozoïdes, et dans ce dernier cas, ils sont toujours séparés du stolon par une cloison.

Mais quelle que soit la manière d'être des segments stoloniens, qu'ils soient pourvus ou non de bryozoïdes normaux, leur constitution ne diffère en rien de celle de ces derniers, et, en dehors de leur

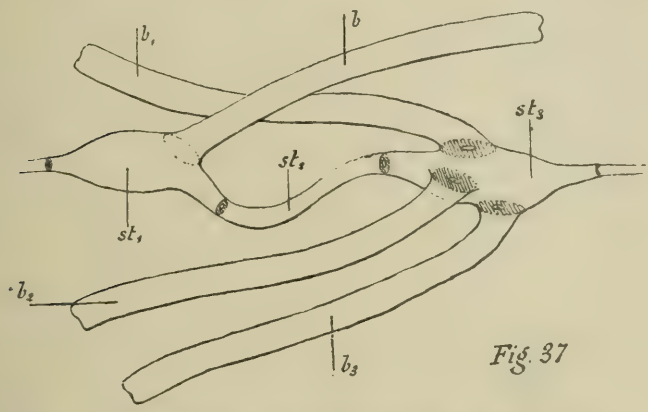


Fig. 37. — *Portion d'une colonie de* Cylindrœcium dilatatum : st_1, st_2, st_3, entre-nœuds du stolon : b, bryozoïde confondu avec l'entre-nœud st_1 ; b_1, b_2, b_3, bryozoïdes portés par un même entre-nœud st_1.

forme tubulaire, ils ne s'en distinguent que par l'absence du polypide. On peut encore y considérer des *parois tégumentaires*, une *cavité générale* et le *contenu de cette cavité.*

Les parois tégumentaires comprennent un *ectocyste* de même nature que celui des bryozoïdes normaux, un peu plus épais, et un *épiderme* représenté par un épithélium pavimenteux très aplati, dont les contours cellulaires ne se révèlent encore que par le nitrate d'argent. L'ectocyste et l'épiderme forment une double paroi à la cavité du segment, qui n'est interrompue qu'au centre des cloisons intersegmentaires ou des cloisons basilaires des bryozoïdes, où il existe un *pore de communication* circulaire.

A l'intérieur de la cavité, on distingue, en même temps que des leucocytes très nombreux, un *cordon funiculaire axial*, allant d'une

cloison intersegmentaire à l'autre et formant au niveau des pores de communication un renflement semi-sphérique, dont la structure (Pl. VII, fig. 9) est identique à celle décrite pour le renflement basilaire du cordon funiculaire central du bryozoïde. Sur son trajet, ce cordon donne un rameau à chacun des bryozoïdes que porte le segment stolonien et fournit aussi, çà et là, quelques branches transversales s'anastomosant entre elles et se confondant à la périphérie avec le réseau mésenchymateux pariétal. Le liquide dans lequel baignent les leucocytes et l'ensemble du tissu mésenchymateux, est de nature albuminoïde et précipite légèrement par l'alcool. Les leucocytes, très nombreux, ont la même forme, la même structure et les mêmes relations que ceux de la cavité générale du bryozoïde normal (Pl. VI, fig. 13, *a*, *c*, *d* et Pl. VIII, fig. 19, *sl* = b_1,*c*) et on y distingue des *leucocytes sphérulaires* et des *leucocytes vésiculaires*. Quant à la structure des différentes parties du tissu mésenchymateux, je n'en ferai pas la description, car elle ne serait qu'une répétition de celle déjà faite à propos de ce même tissu dans le bryozoïde normal.

CHAPITRE VII

AVICULAIRES ET VIBRACULAIRES

Les *aviculaires* et les *vibraculaires* n'existent que dans le sous-ordre des Chéilostomes. Parmi les espèces que j'ai étudiées, les vibraculaires ne se rencontrent que chez *Scrupocellaria reptans*, *S. scruposa* et *Caberea Boryi*, avec leur forme typique. Les aviculaires sont plus fréquents. Je les ai trouvés dans *Eucratea Lafontii*, *Scrupocellaria reptans*, *S. scruposa*, *Cellaria salicornioïdes*, *C. fistulosa*, *Flustra securifrons*, *Membranipora Flemingii*, *Microporella Heckeli*, *Chorizopora Brongnartii*, *Schizoporella auriculata*, *S. linearis*, *S. unicornis*, *Lepralia foliacea*, *Retepora cellulosa*, *Cellepora avicularis* et *C. pumicosa*, avec la forme *sessile*, tandis qu'ils sont simplement *pédonculés* dans *Caberea Boryi*, *pédonculés* et *articulés* à la fois, dans toutes les espèces du genre *Bugula*, sauf *B. neritina ;* enfin, ils ont quelquefois une mandibule vibraculoïde dans *Microporella ciliata*.

§ 1er. — Aviculaires

La morphologie externe des aviculaires présente donc quelques différences, mais elles ne sont que superficielles, et la constitution intime en est bien peu variée. Je ne ferai pas la description de l'aviculaire articulé des Bugules dont la structure est identique à celle de l'aviculaire de *Bugula Sabatieri* (v. pp. 49-50). Je ne m'occuperai que des aviculaires non articulés.

Il est toujours possible de distinguer extérieurement sur un aviculaire, la *mandibule* cornéo-chitineuse, le *bec* calcifié et l'*aréa* frontale membraneuse (fig. 38 du texte), très réduite dans tous les aviculaires sessiles ; de même, on peut toujours retrouver, dans l'anatomie de l'aviculaire, des *parois*, une *cavité* et des *organes* contenus dans cette cavité.

Suivant les espèces que l'on considère, les parois ont une structure différente, en rapport avec celle des parois mêmes du bryozoïde auquel l'aviculaire semble appartenir. Dans tous les cas, elles comprennent un épithélium pavimenteux très aplati, limitant la cavité aviculairienne, et dont les rapports et les caractères histologiques le rendent bien comparable à l'épiderme du bryozoïde ; c'est l'*épiderme* de l'aviculaire, l'*endocyste* aviculairien (Pl. VII, fig. 1 et fig. 39 et 40 du texte, *ep*). Extérieurement, il est revêtu d'un *ectocyste, simple*, si le bryozoïde possède un ectocyste simple, *double*, si le bryozoïde possède un ectocyste double.

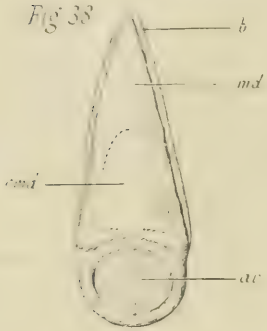


Fig. 38. — *Portion extérieure d'un aviculaire immergé : av*, aréa membraneuse : *b*, bec : *cmd*, cavité mandibulaire : *md*, mandibule.

L'ectocyste est simple dans *Caberea Boryi* (fig. 39 du texte, *ect*), *Scrupocellaria reptans*, *S. scruposa*, *Flustra securifrons* et *Membranipora Flemingii*, où il est formé par une cuticule légèrement épaissie, fortement imprégnée de calcaire, exception faite cependant de la mandibule et de l'aréa frontale. Il est double dans *Cellaria salicornioïdes*, *C. fistulosa*, *Microporella Heckeli* (Pl. VII, fig. 1), *M. ciliata*, *Schizoporella auriculata*, *S. unicornis*, *S. linearis* (fig. 40 du texte), *Lepralia foliacea*, *Retepora cellulosa*, *Cellepora avicularis* et *C. pumicosa*, où il est constitué par deux feuillets que sépare une chambre hypostégique (*h*), continuation de l'hypostège frontale du bryozoïde. De ces deux feuillets, l'un, externe, l'*ectocyste proprement dit* (Pl. VII, fig. 1 et fig. 40 du texte, *ect'*) conserve ses caractères membraneux, comme l'ectocyste du bryozoïde dont il n'est que

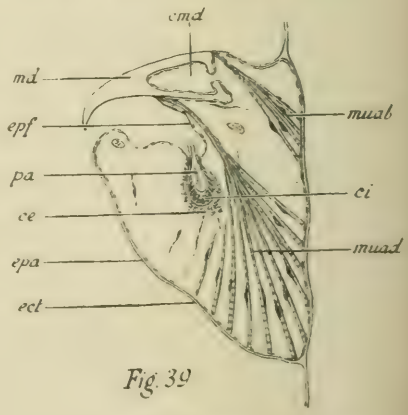


Fig. 39. — *Coupe longitudinale d'un aviculaire de* Caberea Boryi (Obj. D, ocul. 2, Zeiss, réduit d'1/3) : *ce*, couche externe de l'organe cilié ; *ci*, couche interne ; *cmd*, cavité mandibulaire ; *ect*, ectocyste ; *epf*, épiderme facial, *epa*, épiderme aviculairien ; *md*, mandibule ; *muab*, muscle abducteur mandibulaire ; *muad*, muscle adducteur mandibulaire ; *pa*, polypide avorté = organe cilié.

le prolongement ; l'autre, interne, est toujours calcifié et se confond avec le cryptocyste du bryozoïde (*cry*). La cavité hypostégique s'étend tout autour de la périphérie de l'aviculaire, sauf dans la région de l'aréa et de la mandibule. Elle est tapissée par un épithélium pavimenteux, très mince, accolé contre les parois de l'ectocyste proprement dit et du cryptocyste.

Il résulte donc que les téguments avicularien, en dehors de l'épithélium qui revêt la cavité propre de l'aviculaire, ne sont que des dépendances des téguments du bryozoïde sur lequel est situé l'aviculaire. Il existe sur la paroi inférieure de l'aviculaire, celle qui est confondue avec la paroi frontale du bryozoïde, un pore de communication, comparable à ceux que l'on observe dans les parois latérales du bryozoïde (Pl. VII, fig. 1.). L'épiderme avicularien n'accompagne pas le bec et la mandibule jusqu'à leur extrémité ; il se replie avant d'atteindre ce niveau vers l'intérieur de la cavité avicularienne, recouvert par une mince cuticule, et forme une sorte de poche dans laquelle se logent les corps étrangers capturés par la mandibule au moment de sa rétraction. Celle-ci a une forme variable, triangulaire ou arrondie, quelquefois semi-circulaire, et s'allonge dans quelques cas (*Microporella ciliata*), de manière à simuler un vibraculaire.

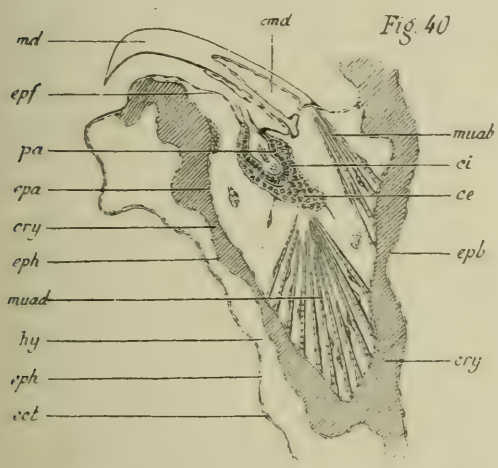


Fig. 40. — *Coupe longitudinale de l'aviculaire de* Schizoporella linearis *var.* hastata (Obj. D, ocul. 2, Zeiss, réduit d'1/3) : *ce*, couche externe de l'organe cilié : *ci*, couche interne ; *cmd*, cavité mandibulaire : *cry*, cryptocyste : *ect*, ectocyste proprement dit : *epa*, épiderme avicularien : *epb*, épiderme frontal du bryozoïde : *epf*, épiderme facial : *eph*, épithélium hypostégique : *hy*, hypostège : *md*, mandibule ; *muab*, muscle abducteur mandibulaire : *muad*, muscle adducteur mandibulaire : *pa*, polypide avorté = organe cilié.

La cavité de l'aviculaire présente une forme conique dont la base est occupée par la partie libre de l'épiderme. Elle est complètement limitée par ce dernier et ne communique pas, par conséquent,

avec le milieu extérieur. Dans les espèces quelque peu transparentes, comme *Scrupocellaria reptans*, on peut s'assurer que le contenu de cette cavité est à peu près le même que dans l'aviculaire de *Bugula Sabatieri*. On y distingue le petit corps vésiculaire, l'*organe cilié*, dont l'étude du développement dans cette dernière espèce, justifie le nom de *rudiment polypidien* sous lequel je le désignerai dorénavant, un certain nombre de muscles, et enfin quelques éléments figurés, épars, les *leucocytes*, baignant dans un liquide qui, par ses réactions avec l'alcool, doit être regardé comme étant de nature albuminoïde. Mais il est difficile d'acquérir des notions bien précises par l'observation directe, et c'est aux préparations décalcifiées et colorées, et, mieux encore, aux coupes histologiques qu'il faut s'adresser si l'on veut étudier la structure interne de l'aviculaire.

Le rudiment polypidien offre les mêmes caractères dans toutes les espèces : il est formé d'une couche cellulaire interne, épithéliale, limitant une petite cavité centrale qui s'ouvre sur la partie libre de l'épiderme ; cet épithélium, continu avec l'épiderme, porte au niveau de l'orifice du rudiment un certain nombre de cils qui, sur le vivant, sont privés de mouvement ; il est recouvert extérieurement par un revêtement cellulaire envoyant des tractus dans divers sens, et dont la structure histologique rappelle le plexus funiculaire des bryozoïdes. Quelques-uns de ces tractus sont de véritables fibrilles musculaires lisses reliant le rudiment polypidien à la partie inférieure ; les autres, de nature essentiellement mésenchymateuse, se rendent contre l'épiderme et s'y confondent avec des éléments fusiformes épars qui doivent constituer sur le vivant un réseau mésenchymateux pariétal.

Dans la cavité avicularienne, on retrouve sur les coupes histologiques, les mêmes formes de leucocytes que dans la cavité générale ; mais ils y sont peu nombreux et beaucoup plus petits.

Les muscles constituent quatre groupes, disposés par paires, dont deux s'insèrent par une même extrémité tendineuse au milieu de la longueur de la mandibule, tandis que les deux autres, distincts, s'insèrent dans la région articulaire de cette dernière. Les premiers sont les *muscles mandibulaires adducteurs* (fig. 39 et 40 du texte et Pl. VII, fig. 1, *muad*); ils sont formés d'un grand nombre de fibres musculaires striées, pourvues d'un noyau très apparent, et occupent la plus grande partie de la cavité avicularienne, sur l'ectocyste de

laquelle ils se fixent. Les seconds, les *muscles mandibulaires abducteurs* (id., *muad*), sont formés d'un petit nombre de fibres musculaires striées, nucléées, occupant les parties latérales de la région supérieure de la cavité avicularienne.

Je n'ai jamais pu constater dans ces aviculaires sessiles ou pédonculés mais non articulés, l'existence des muscles pariétaux que l'on trouve dans les aviculaires articulés des Bugules, et il est probable que par suite de la grande réduction de l'aréa frontale, ces muscles ont disparu. Il est inutile d'ajouter que les muscles fléchisseur et extenseur de l'aviculaire des Bugules, dont la présence est intimement liée à celle de l'articulation, ne sont pas représentés dans les formes non articulées.

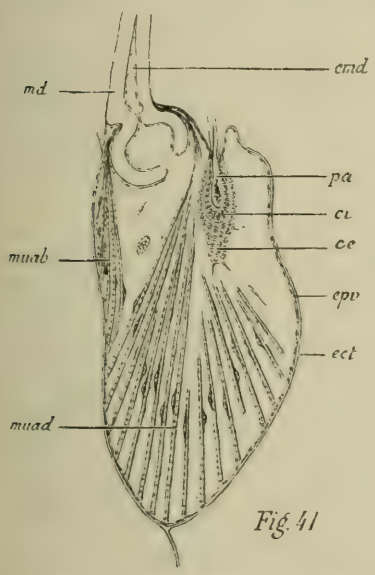


Fig. 41. — *Coupe longitudinale d'un aviculaire vibraculoïde de* Caberea Boryi (Obj. D, ocul. 2, Zeiss — réd. de 1/2) : *ce*, couche externe de l'organe cilié ; *ci*, couche interne ; *cmd*, cavité de la mandibule vibraculoïde ; *ect*, ectocyste ; *ep*, épiderme avicularien ; *md*, mandibule vibraculoïde ; *muab*, muscle abducteur mandibulaire ; *muad*, muscle adducteur mandibulaire ; *pa*, polypide avorté = organe cilié.

§ 2. — Vibraculaires

Les vibraculaires, ainsi que je l'ai déjà dit (p. 159 et 160), ne diffèrent des aviculaires avec lesquels on doit les confondre, que par la longueur exagérée de la mandibule qui s'est transformée en un long fouet. Le bec ne s'accroît pas dans les mêmes proportions que la mandibule ; son rôle protecteur, par rapport à cette dernière, cesse, et, devenant inutile, il disparaît le plus souvent. La structure interne des vibraculaires est, en effet, la même que celle des aviculaires sessiles, et il suffira de comparer la figure 41 du texte, représentant un vibraculaire de *Caberea Boryi*, à la figure 39 du texte se rapportant à l'aviculaire de la même espèce, pour constater qu'à l'exception des différences indiquées plus haut, toutes les autres parties sont représentées avec des dispositions semblables et une organisation identique.

§ 3. — Historique

Observés pour la première fois par **Ellis** (56) sur la *Coralline à tête d'oiseau* (*Bugula avicularia*), les aviculaires ont été depuis signalés, avec les vibraculaires, par les différents auteurs qui se sont occupés des Bryozoaires chéilostomes. Peu d'entre eux, cependant, en ont étudié la structure intime et la plupart se sont rapportés aux observations de leurs devanciers.

La première description que nous possédions de l'anatomie de l'aviculaire a été faite par **Busk** (49) dans *Notamia bursaria*, Fl. Il y distingue extérieurement un bec et une mandibule, et signale dans l'intérieur de la cavité avicularienne, l'existence de deux paires de muscles, les uns élévateurs, les autres abaisseurs, en même temps qu'un corps particulier (« *peculiar body* »), sur la nature duquel il ne peut se prononcer. Avec beaucoup de précision, il indique et figure les insertions de ces muscles et reconnaît qu'ils sont formés de fibres striées transversalement.

Smitt (65) a décrit assez exactement la musculature mandibulaire dans l'aviculaire de *Scrupocellaria scruposa*, mais, trompé par les apparences, il a considéré l'organe cilié comme un ganglion nerveux.

A propos de sa théorie du polypo-cystide, **Nitsche** (71, p. 490 et 491) étudie très superficiellement le développement de l'aviculaire de *Bugula flabellata*, dont il rapproche la structure de celle d'une zoécie. Il considère le ganglion nerveux de **Smitt** comme un polypide avorté, privé de la faculté de se nourrir et n'ayant conservé du polypide normal, que les propriétés sensitives.

Salensky (74) dit avoir constaté dans le vibraculaire de *Scrupocellaria scruposa* une formation analogue au bouton sensitif des aviculaires, située à la base même du vibraculum, par rapport à laquelle celui-ci jouerait le même rôle que les poils sensitifs du bouton avicularien.

Hincks (80) donne d'excellentes observations sur les modifications extérieures de l'aviculaire dans les divers Chéilostomes, mais il ne donne aucune description précise de sa structure, et, à l'exemple de **Nitsche**, considère le bouton sensitif comme un polypide rudimentaire. Il agit de même pour les vibraculaires dans lesquels il regarde le vibraculum comme l'homologue de la mandibule des

aviculaires. Un peu plus tard, ce même auteur (82) signale les formes diverses que peut revêtir la mandibule de l'aviculaire de *Microporella ciliata*, et montre combien est superficielle la distinction de l'aviculaire et du vibraculaire, basée sur la présence ou l'absence du bec.

Ainsi donc, **Busk** (49) et **Smitt** (65) sont les seuls auteurs ayant donné quelques détails sur l'anatomie de l'aviculaire. **Nitsche,** cependant, a précisé les relations du prétendu bouton sensitif avec la membrane buccale. Enfin, **Salensky** a signalé la présence dans le vibraculaire d'un bourgeon analogue au bouton sensitif de l'aviculaire.

Aucune de ces données ne sont contredites par mes observations personnelles qui les complètent au point de vue anatomique et histologique, en même temps qu'elles établissent d'une manière indiscutable l'impossibilité dans laquelle on se trouve de distinguer l'aviculaire du vibraculaire. Toutefois, **Salensky** me paraît avoir considéré la cavité du vibraculum et les tissus qu'elle renferme pour le bourgeon, car, s'il n'en était pas ainsi, je ne saurais comment expliquer la confusion qu'il fait en supposant que le vibraculum est au bouton sensitif, ce que les poils sensitifs sont au bouton avicularien. Le prétendu bouton sensitif est très distinct du vibraculum et se montre nettement pourvu de poils qui rendent son homologie indiscutable avec le polypide avorté de l'aviculaire (fig. 41 du texte, *rp*).

Je n'entrerai pas dans des considérations relatives aux homologies que présente l'organisation des aviculaires et des vibraculaires comparativement à celle du bryozoïde normal ; elles seront établies dans un chapitre spécial. Mais, de cette étude, je déduirai les conclusions suivantes.

§ 4. — Conclusions

1° Les aviculaires non articulés, sessiles ou pédonculés, ont une constitution identique à celle des vibraculaires.

Les uns et les autres comprennent une cavité assez régulièrement conique dont les parois ont la même structure que celles du bryozoïde qu'elles continuent, et dont l'ectocyste forme dans la partie distale deux prolongements : l'un, plus ou moins développé, variable dans sa configuration, mais toujours présent, est la *mandibule ;*

l'autre, plus ou moins réduit, et quelquefois absent, est le *bec*. Cette cavité, limitée par un épithélium pavimenteux très mince, l'*épiderme*, renferme un liquide albumineux, des *leucocytes vésiculaires* et *sphérulaires*, un *plexus mésenchymateux*, un petit corps vésiculaire cilié ou *rudiment polypidien*, et une musculature à caractères invariables. Celle-ci comprend cinq groupes de fibres musculaires : l'un impair, compte un petit nombre de fibres lisses, reliant le rudiment aux parois : c'est le *muscle rétracteur du rudiment* ; les quatre autres, formés de fibres striées, disposés par paires symétriques par rapport au plan sagittal médian, sont les *muscles adducteurs* et *abducteurs de la mandibule*, sur laquelle ils s'insèrent par une extrémité tendineuse, tandis que par l'autre extrémité, où les fibres sont libres, ils s'insèrent sur les parois.

2° Les aviculaires articulés des espèces du genre *Bugula* ne diffèrent des précédents que par une musculature un peu plus complète, en rapport avec la présence d'une articulation et d'une aréa frontale bien développée. Aux cinq muscles précédents se joignent quatre autres muscles composés de fibres lisses : deux groupes de fibres musculaires reliant l'aréa aux parois latérales, les *muscles pariétaux*, et deux groupes de deux ou trois fibres très longues et grêles, reliant la base du pédoncule avicularien, l'un, le *muscle extenseur*, à la paroi dorsale, l'autre, le *muscle fléchisseur*, à la paroi frontale.

3° Les aviculaires articulés ne sauraient être séparés des aviculaires non articulés ; car ceux-ci ne constituent qu'une forme un peu plus modifiée de l'individualité coloniale dont ils dérivent.

4° Les aviculaires et les vibraculaires ont une organisation fondamentale identique, ne permettant pas de les considérer comme représentant deux individualités coloniales distinctes. Les uns et les autres ne sont que des formes peu différentes d'une même individualité, reliées d'ailleurs entre eux par une série de formes intermédiaires.

CHAPITRE VIII

CAVITÉS D'INCUBATION — *OÉCIES, OVICELLES,* Etc.

§ 1er. — Généralités

Les termes d'*ovicelle,* d'*oécie,* de *gonocyste* et de *gonécie,* appliqués aux parties du bryozoïde ou aux parties de la colonie dans lesquelles s'effectue le développement des embryons, reviennent souvent dans la description des Bryozoaires marins. Mais il est très difficile d'en connaître exactement la valeur morphologique, et leur emploi donne lieu à des confusions qui ne se produiraient pas, sans doute, si nos observations à cet égard étaient un peu moins superficielles. Malgré toutes mes recherches bibliographiques, il ne m'a pas été possible de trouver une définition satisfaisante de chacune de ces appellations, même dans les auteurs qui les ont utilisées pour la première fois. Leur signification étymologique ne saurait tenir lieu, non plus, de définition ; elle serait, dans tous les cas, très élastique.

Hincks (80, p. III), dans un paragraphe relatif à la terminologie, s'exprime ainsi :

« Oœcium (= ***ovicell.*** auct.) — The special receptacle, attached » to the zoœcium, in wich the ova complete their development into » the larva, in many of the Cheilostomata.

« Gonocyst. — The inflation of the surface of the zoœcium, » in wich the embryos are developed in certain sections of the » Polyzoa.

« Gonœcium. — A modified zoœcium set apart for reproductive » functions*.

» * In the systematic portion of this work, the term oœcium is applied » equally to the marsupium of the Cheilotosmata, the modified, reproduc- » tive cell of *Crisia* and other forms, and the superficial inflation of the » zoarium in wich the embryos are developed in many of the *Cyclosto-* » *mata*. It is clearly desirable, however, that these very different structures » should be distinguished by separate names.»

Delage donne des définitions à peu près semblables de ces mêmes termes, dans son *Traité de zoologie concrète* (tome V, p. 66).

Si maintenant on veut décrire « the special receptacle », dans lequel se développe l'embryon de *Bugula Sabatieri*, il faudra l'appeler, avec **Hincks**, *oécie*, et, avec les autres auteurs, *ovicelle*. Mais s'il s'agit de la poche dans laquelle l'embryon de *Lepralia Pallasiana* évolue, cette terminologie se trouve en défaut et l'on est obligé, pour ce cas particulier, de créer une dénomination nouvelle. De même, s'il s'agit de « the inflation of the surface of the zoœcium », dans laquelle les embryons se développent chez *Tubulipora flabellaris*, *Lichenopora hispida* ou *Diastopora suborbicularis*, par exemple, il faut employer, toujours d'après **Hincks**, le terme de *gonocyste ;* tandis que, s'il s'agit de la chambre incubatrice de *Crisia denticulata*, le terme de *gonœcie* devra lui être appliqué. Or, **Harmer** (91, 93, 95, 96 et 98), dans ses savantes recherches sur la division embryonnaire chez les Cyclostomes, a fort bien établi que dans *Crisia* comme dans *Tubulipora* et *Lichenopora*, les embryons se développaient dans une zoécie modifiée, et, dans les différents cas, il l'a décrite sous le nom d'*ovicelle*.

Ces quelques rapprochements, pris au hasard parmi quantité d'autres qu'il me serait facile d'établir, suffisent, me semble-t-il, à montrer l'imperfection d'une semblable terminologie, basée sur des caractères beaucoup trop superficiels. Afin de ne pas tomber dans les mêmes errements, je désignerai sous le nom très général de *chambre* ou de *cavité d'incubation*, la partie du bryarium dans laquelle les œufs subissent le développement embryonnaire et se transforment en larves ciliées.

Parmi les espèces que j'ai observées, il en est un certain nombre chez lesquelles l'œuf est rejeté dans le milieu extérieur où il évolue dans l'indépendance la plus complète, par rapport au bryozoïde qui l'a produit : c'est le cas de *Membranipora pilosa*, *Alcyonidium cellarioïdes*, *Pherusa tubulosa*, *Flustrella hispida*. Il en est d'autres dans lesquelles je n'ai jamais constaté la présence d'embryons, et dont la structure ne m'a révélé aucune partie pouvant être considérée comme un organe d'incubation ; mais je n'en conclurai pas, cependant, que toutes ces espèces doivent être réunies aux précédentes, car les échantillons étudiés peuvent avoir été récoltés à une époque où le développement embryonnaire n'avait pas commencé, ou bien avait pris fin. De ce nombre sont : *Aetea anguina*, *Eucratea*

Lafontii, *Microporella Hœckeli* et *Tubucellaria cereoïdes*. Dans toutes les autres espèces, j'ai pu examiner les caractères morphologiques et ontogéniques de la chambre d'incubation que je ne considérerai dans ce chapitre qu'au stade fonctionnel, c'est-à-dire lorsqu'elle renferme au moins un embryon.

Les rapports de cette cavité avec le bryozoïde producteur de l'œuf sont très variables, suivant les groupes et suivant les espèces. Elle peut être extérieure par rapport à la cavité générale des différents bryozoïdes de la colonie, et n'avoir aucune communication avec elle (ovicelle des Chéilostomes = *type Bugula*) ; enfin, elle peut être située à l'intérieur de la cavité générale du bryozoïde producteur de l'œuf. Dans ce dernier cas, le bryozoïde peut montrer une différenciation extérieure plus ou moins grande, mais caractéristique (Chéilostomes = *type Cellaria*, et *ovicelle* des Cyclostomes) ou bien ne présenter aucune modification extérieure (Chéilostomes = *type Lepralia Pallasiana* et la généralité des Cténostomes). Mais encore dans ce cas, les relations de la chambre d'incubation avec le polypide sont très variables. Elle peut être totalement indépendante de ce dernier et n'être qu'une partie de la cavité générale transformée dans ce but (*Cellaria*) ; elle peut être, au contraire, une dépendance du polypide, soit que celui-ci ne s'en montre pas incommodé, et alors elle est formée par la région sus-diaphragmatique de la gaine tentaculaire (*Lepralia Pallasiana*), soit que le polypide dégénère, et la chambre d'incubation n'est alors qu'une dépendance de la région sous-diaphragmatique (Cténostomes = *type Bowerbankia*), soit, enfin, que le polypide avorte en grande partie, et, seule, la gaine tentaculaire se développe pour former elle-même la cavité incubatrice (Cyclostomes).

Je vais passer en revue chacune de ces formes spéciales de chambres d'incubation, et en décrire la structure.

§ 2. — Cavité d'incubation des Chéilostomes du type Bugula

La description suffisamment complète que j'ai donnée de l'ovicelle de *Bugula Sabatieri* me dispensera d'entrer maintenant dans de trop longs détails à ce sujet. Cette sorte de cavité d'incubation est de beaucoup la plus fréquente chez les Chéilostomes, où elle paraît être cantonnée, et c'est surtout à elle que s'applique le terme

d'*ovicelle* par lequel les auteurs l'ont désignée. Chez toutes les espèces suivantes : *Bugula avicularia*, *B. turbinata*, *B. calathus*, *B. neritina*, *Caberea Borgi*, *Membranipora Flemingii* (fig. 45 du texte), *M. Rosselii*, *Microporella ciliata*, *M. Malusii* (fig. 21 du texte), *Chorizopora Brongnartii*, *Schizoporella unicornis*, *S. sanguinea*, *S. auriculata*, *S. linearis* var. *hastata*, *Lepralia pertusa*, *L. foliacea*, *Umbonula verucosa*, *Retepora cellulosa*, *Cellepora avicularis* et *C. pumicosa*, j'ai constaté l'existence d'une chambre d'incubation de constitution identique à celle de *Bugula Sabatieri* (v. p. 56 à 61).

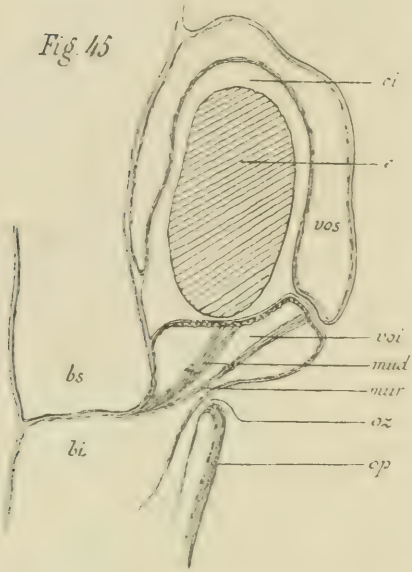


Fig. 45 (1). — *Coupe sagittale antero-postérieure de l'ovicelle dans* MEMBRANIPORA FLEMINGII (Obj. D, ocul. 2, Zeiss — réduit d'1/3) : *bi*, bryozoïde inférieur ; *bs*, bryozoïde supérieur ; *ci*, cavité d'incubation ; *e*, embryon ; *mud*, muscle dilatateur de la cavité d'incubation ; *mur*, muscles rétracteurs de la paroi frontale de la vésicule ovicellienne inférieure ; *op*, opercule ; *oz*, orifice zoécial ; *voi*, vésicule ovicellienne inférieure ; *vos*, vésicule ovicellienne supérieure.

Dans toutes ces espèces, en effet, l'embryon se développe au sein d'une cavité située entre les parois en regard de deux *vésicules :* l'une, *supérieure*, recouvrant en partie la seconde, est toujours plus ou moins calcifiée et sa surface présente le plus souvent des ornementations ; l'autre, *inférieure*, toujours membraneuse, possède une surface lisse qui permet de la distinguer plus facilement de la précédente. La *vésicule supérieure* (*vos*) est portée par la paroi frontale du bryozoïde, dit supérieur, à laquelle elle est rattachée par une base élargie, mais quelquefois rétrécie en une sorte de pédoncule qui, très apparent dans les Bugules, ne se distingue, dans les espèces fortement calcifiées, que sur les coupes histologiques. La *vésicule infé-*

(1) Par suite d'une erreur de numérotage, les figures 44 et 45 précèdent les figures 42 et 43.

rieure (voi) est située immédiatement au-dessus de l'orifice zoécial du bryozoïde, dit inférieur, dont elle continue la paroi frontale.

Sur les coupes longitudinales, on observe que, à l'exception de *Flustra securifrons*, la cavité de la vésicule supérieure de toutes les autres espèces est séparée de la cavité générale du bryozoïde supérieur par une cloison cuticulaire où je n'ai pas toujours pu découvrir le pore de communication que j'ai signalé dans la *Bugula Sabatieri*. La vésicule inférieure, au contraire, communique toujours assez grandement avec la cavité générale du bryozoïde inférieur, dont elle n'est qu'une simple évagination. Chez *Flustra securifrons* (fig. 44 du texte), la vésicule supérieure (*vos*), peu distincte de la cavité générale du bryozoïde (*bs*), est formée par une évagination de cette dernière, qui constitue une sorte de tente à la vésicule inférieure (*voi*).

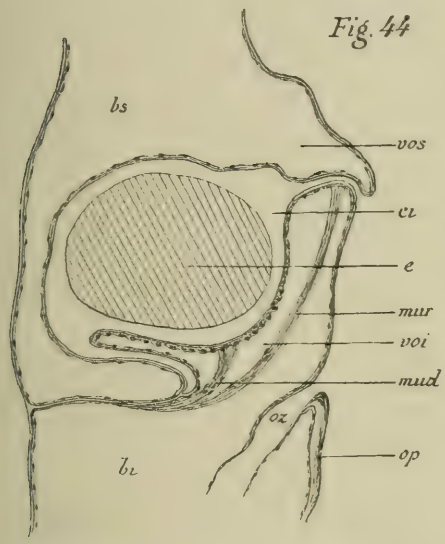


Fig. 44. — *Coupe sagittale antéro-postérieure de l'ovicelle dans* Flustra securifrons (Obj. D, ocul. 2, Zeiss — réduit d'1 3) : *bi*, bryozoïde inférieur ; *bs*, bryozoïde supérieur ; *ci*, cavité d'incubation ; *e*, embryon ; *mud*, muscle dilatateur de la cavité d'incubation : *mur*, muscles rétracteurs de la paroi frontale de la vésicule ovicellienne inférieure ; *op*, opercule ; *oz*, orifice zoécial ; *voi*, vésicule ovicellienne inférieure ; *vos*, vésicule ovicellienne supérieure.

Quoi qu'il en soit, l'embryon est toujours situé dans un espace cavitaire, limité directement par les parois en regard des deux vésicules, et n'ayant aucune relation avec la cavité générale des deux bryozoïdes. Cette cavité intervésiculaire, la vraie cavité d'incubation, ne communique pas non plus avec le milieu extérieur, au moins apparemment, car, à sa périphérie, les parois vésiculaires sont en contact très étroit.

La structure de ces vésicules comprend évidemment des parois, une cavité et le contenu de cette cavité. Les parois de la vésicule supérieure possèdent toujours une structure simple, non comparable à celle des parois du bryozoïde : un ectocyste formé d'un

seul feuillet cuticulaire, imprégné de calcaire dans la partie externe seulement, par rapport à la cavité d'incubation, doublé intérieurement d'un épithélium pavimenteux très mince.

La cavité ne renferme généralement pas d'éléments figurés, que j'ai, cependant, constatés dans *Bugula calathus* et *B. turbinata*, où ils consistent en quelques leucocytes sphérulaires. Les parois de la vésicule inférieure, toujours membraneuses, comprennent un ectocyste cuticulaire et un épithélium continuant respectivement l'ectocyste et l'épiderme de la cavité générale du bryozoïde inférieur ; mais cet épithélium, très aplati dans la région voisine de cette dernière, passe graduellement de la forme pavimenteuse à la forme cubique et même cylindrique, au fur et à mesure qu'il se rapproche de la partie apicale, et au fur et à mesure que le développement de l'embryon s'effectue. Le contenu de sa cavité est le même que celui de la cavité générale, et, comme elle, présente des éléments mésenchymateux, des leucocytes sphérulaires et des leucocytes vésiculaires. De plus, la vésicule inférieure possède trois groupes de fibres musculaires lisses : deux symétriques, par rapport au plan sagittal, s'insèrent sur l'ectocyste frontal et se portent dorsalement, soit contre l'ectocyste dorsal de la vésicule (Bugules, *Caberea Borgi*), soit contre l'ectocyste de la cloison interzoéciale, dans les autres espèces ; le troisième, inséré dorsalement dans la même région que les précédents, se porte contre la cuticule de la paroi inférieure de la cavité intervésiculaire où il s'insère en divers points. Les deux premiers ont pour effet, quand ils se contractent, de détruire le contact de la paroi frontale de la vésicule inférieure contre la vésicule supérieure ; ce sont les *muscles rétracteurs de la paroi frontale de la vésicule inférieure*. Le dernier a pour effet d'agrandir l'espace intervésiculaire, c'est le *muscle dilatateur de la cavité d'incubation*.

§ 3. — Cavité d'incubation des Chéilostomes du type Cellaria

La cavité d'incubation du type *Cellaria*, que j'ai observée chez *Cellaria fistulosa* et *C. salicornioïdes*, possède les caractères d'un bryozoïde de dimensions réduites, qui serait totalement dépourvu de polypide.

A la surface du bryarium, son existence ne se décèle que par un petit orifice arrondi, situé immédiatement au-dessus de l'orifice

zoécial, et compris dans le rebord marginal de la paroi frontale du bryozoïde.

Sur les coupes longitudinales, la cavité d'incubation de *Cellaria fistulosa*, et les dispositions sont identiques dans *C. salicornioïdes*, se montre limitée en partie par les parois propres du bryozoïde et en partie par une cloison incomplète (Pl. VI, fig. 11, *cl*). Celle-ci s'étend entre les parois latérales du bryozoïde qu'elle réunit, et, parvenue au niveau de la paroi frontale, elle s'évide de manière à former un orifice semi-circulaire, l'*orifice interne* (*oi*), par lequel la cavité générale du bryozoïde communique avec celle de la chambre d'incubation. L'orifice frontal ou *externe* (*oe*), par lequel cette dernière s'ouvre à l'extérieur, est fermé par un petit opercule (*op'*) auquel se fixent, par des extrémités libres, deux faisceaux de fibres musculaires lisses, symétriques par rapport au plan sagittal, et qui s'insèrent, d'autre part, sur la cloison incomplète ; ce sont les *muscles operculaires* (*muop'*). A l'intérieur de la cavité de la chambre d'incubation, se trouve un sac membraneux (*s*), fixé par son ouverture autour de l'orifice externe où il se continue avec l'épithélium qui limite la cavité. Ce sac, dans lequel l'embryon évolue, est formé par un épithélium dont les éléments sont d'autant plus volumineux que l'embryon est plus avancé dans son développement. Il est suspendu aux parois de la cavité par un nombre variable de groupes de fibrilles musculaires lisses (*mus*) qui s'insèrent par une extrémité tendineuse à la face externe de l'épithélium, tandis qu'ils se fixent aux parois par des extrémités libres. Enfin, entre le sac et l'épiderme on remarque quelques éléments mésenchymateux épars et des leucocytes.

§ 4. — Cavité d'incubation des Chéilostomes du type Lepralia Pallasiana

Dans *Lepralia Pallasiana*, et probablement dans la plupart des espèces chéilostomes dites *inovicellées*, l'œuf évolue à l'intérieur d'une poche membraneuse formée par une évagination dorsale de la partie sus-diaphragmatique de la gaine (fig. 42 du texte, *ci*). Elle a la forme d'une grande vésicule ovoïde, rétrécie au niveau de son insertion en une sorte de pédicule ; elle est reliée aux parois latérales et supérieure du bryozoïde par un nombre variable de faisceaux de fibrilles musculaires lisses (*muad*) qui la maintiennent dans une

position constante au sein de la cavité générale, et la distendent légèrement, de manière que les mouvements d'entrée ou de sortie du polypide n'ont presque aucun effet sur elle. Sa constitution histologique est encore celle de la gaine à ce niveau. Dans les stades

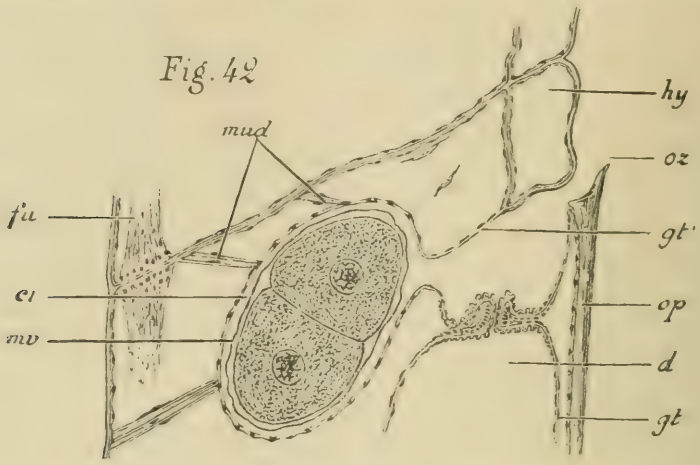


Fig. 42. — *Portion d'une coupe longitudinale d'un bryozoïde de* Lepralia Pallasiana *montrant la section de la cavité d'incubation* (Obj. A, ocul. 4, Zeiss) : *ci*, cavité d'incubation ; *d*, diaphragme ; *fu*, cordon funiculaire ; *gt*, région sous-diaphragmatique de la gaine ; *gt'*, région sus-diaphragmatique ; *hy*, hypostège ; *mud*, muscles dilatateurs de la cavité d'incubation ; *mv*, membrane vitelline ; *op*, opercule ; *oz*, orifice zoécial.

jeunes, l'embryon est séparé des parois de cette poche par une très mince membrane vitelline (*mv*), disparaissant dans les stades plus avancés.

§ 5. — Cavité d'incubation des Cténostomes du type Bowerbankia

Dans *Bowerbankia pustulosa* (fig. 43 du texte), *Amathia lendigera*, *A. semiconvoluta*, l'embryon se trouve logé pendant tout son développement dans une cavité (*ci*) placée immédiatement au-dessous du diaphragme qui contribue à sa constitution, et dont les parois sont formées en grande partie par la région sous-diaphragmatique de la gaine tentaculaire, retirée sur elle-même après la dégénérescence du polypide auquel elle appartenait. La structure de la chambre d'incubation est donc celle de la gaine tentaculaire, complétée par quelques fibres musculaires lisses (*mud*) qui la relient

à la partie inférieure des parois du bryozoïde. Les muscles pariéto-diaphragmatiques et les muscles pariéto-vaginaux persistent pendant toute la durée de l'incubation et ne dégénèrent qu'après la mise en liberté de la larve.

§ 6. — Cavité d'incubation des Cyclostomes du type Crisia

Dans *Crisia denticulata*, seule espèce cyclostome où j'ai pu étudier la constitution de la chambre d'incubation, celle-ci a une forme ovoïde, renflée supérieurement, où elle se termine par un court prolongement tubulaire, à l'extrémité duquel se trouve un orifice circulaire. Par sa face dorsale, elle adhère aux bryozoïdes voisins et sa face frontale, libre, présente les mêmes ornementations que ces derniers. Comme eux, elle est pourvue de petits pores arrondis qui, vus en coupe optique et sous le microscope, passent à la forme allongée dans l'épaisseur même des parois.

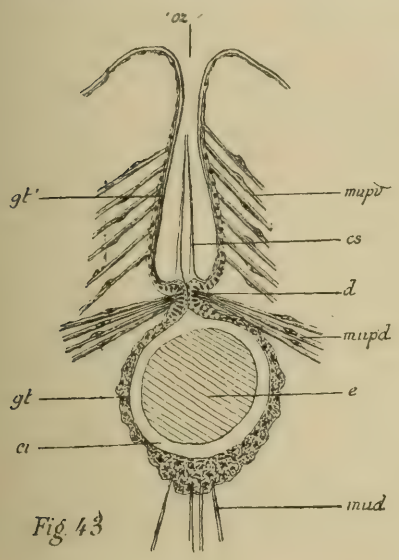


Fig. 43. — *Portion de coupe longitudinale d'un bryozoïde de* Bowerbankia pustulosa *montrant la section de la cavité d'incubation* (Obj. D, ocul. 2, Zeiss) : *ci*, cavité d'incubation ; *cs*, collerette de soies ; *d*, diaphragme ; *e*, embryon ; *gt*, région sous-diaphragmatique de la gaine tentaculaire ; *gt'*, région sus-diaphragmatique ; *mud*, muscles dilatateurs de la cavité d'incubation ; *mupd*, muscles pariéto-diaphragmatiques ; *mupv*, muscles pariéto-vaginaux ; *oz*, orifice zoécial.

Sur les coupes histologiques, et plus particulièrement sur les coupes longitudinales, on peut distinguer, dans une telle cavité d'incubation, des parois, une cavité renfermant une masse centrale, reliée aux parois par des tractus mésenchymateux et suspendue au prolongement tubuleux terminal par un cordon cellulaire massif (Pl. X, fig. 15).

Après la décalcification, les parois se montrent constituées, du côté frontal, par une double membrane cuticulaire, simple de distance en distance et au niveau même des pores (Pl. X, fig. 15, *ecl'*, *ecl''*), Cette double cuticule qui forme l'ectocyste, paraît être

simple du côté dorsal. Elle est revêtue intérieurement par un épithélium pavimenteux très mince, l'*épiderme* (Pl. X, fig. 15, et pl. VIII, fig. 24, *ep*), qui s'épaissit dans la région distale et du côté dorsal où elle forme un repli auquel **Harmer** (93) a donné le nom de *valvule* (Pl. X, fig. 15, *va*). L'épiderme est tapissé par un réseau mésenchymateux très dense duquel s'échappent des tractus assez nombreux (*tm*) se portant à la périphérie de la masse centrale. Celle-ci comprend à son tour des parois et un contenu. Les premières comprennent une très fine membrane homogène, sur chacune des faces de laquelle repose un revêtement cellulaire, moins mince du côté extérieur que du côté intérieur. Le contenu est formé par une masse protoplasmique fondamentale, découpée par des espaces lacunaires, finement granuleuse et parsemée d'un très grand nombre de noyaux arrondis, assez grands et à peu près tous de mêmes dimensions, en même temps que de granulations sphériques très nombreuses, plus petites et à contenu homogène, se colorant vivement en rose dans les préparations traitées par l'hématoxyline et l'éosine. Quant aux lacunes, elles sont, pour la plupart, occupées par les embryons à divers états de développement.

Telle est la structure de la chambre d'incubation dans *Crisia denticulata*.

§ 7. — Historique

C'est **Nitsche** qui, le premier, a donné quelques indications sur la constitution anatomique de la chambre incubatrice et ses annexes, dans *Bicellaria ciliata* (70, p. 35). Pour cet auteur, l'ovicelle comprend deux vésicules appartenant à un même bryozoïde et se recouvrant en partie, dont l'inférieure est pourvue de trois faisceaux musculaires qui, partant du même point dorsal, aboutissent, l'un, à la face frontale, le second, à la face supérieure, le troisième, à la face inférieure de cette vésicule.

Dans la diagnose du genre *Euginoma*, **Jullien** (82, p. 520) décrit l'ovicelle comme « formé par le soulèvement de la paroi de deux zoécies supérieures à celle qui le porte ». **Vigelius**, dans *Flustra membranacea-truncata* (83, p. 47-51) et dans *Bugula calathus* (86, p. 512-516), fait une description de l'ovicelle quelque peu différente de celle de **Nitsche** (70) pour *Bicellaria ciliata*. L'auteur fait remarquer, et insiste même sur ce point, que les deux vésicules appartiennent chacune à un bryozoïde distinct. Mais, pour la struc-

ture de ces dernières, il confond encore ici l'épiderme avec la « *Parietalschicht* » de son « *Parenchymgewebe* », et, au sujet de l'épithélium cylindrique de la vésicule inférieure de *Bugula calathus*, il émet une hypothèse quelque peu surprenante sur l'origine des cellules qui le constituent. Celles-ci proviendraient des éléments polynucléés que renferme la cavité de la vésicule inférieure. Enfin, la description qu'il donne de la musculature est conforme à ce que j'en ai dit.

Prouho (92, p. 624-626), analysant très brièvement les rapports existant entre l'embryon et le polypide, subdivise les Ectoproctes en ovipares et vivipares et distingue quatre cas dans ces derniers :

« 1er *Cas*. Les œufs, fixés sur le pourtour du diaphragme, se » développent dans cette situation et ne sont abrités que pendant » les contractions du polypide. . . . . ; c'est le cas unique de » l'*Alcyonidium duplex*. »

« 2e *Cas*. Les œufs passent dans la gaine tentaculaire d'un poly- » pide avorté, succédant à celui qui a présidé au développement de » l'ovaire, et se développent dans cette gaine constituant une cavité » incubatrice. . . . . » (*Valkeria cuscuta*).

» 3e *Cas*. L'embryon se développe dans une cavité incubatrice spéciale, indépendante du polypide, communiquant avec la cavité générale. ... » (Chéilostomes = *Bugula, Flustra*).

» 4e *Cas*. L'œuf évolue dans la cavité générale elle-même du bryozoïde sexué, sans que le polypide en soit modifié..... » (Cas du *Cylindrœcium dilatum*).

Dans ses belles recherches sur la division embryonnaire des Cyclostomes, **Harmer** a successivement étudié l'ovicelle de *Crisia* (93), de *Lichenopora verrucaria* (95), d'*Idmonea serpens* (96) et de *Tubulipora* (98). Sans s'être occupé spécialement de la constitution des parois ovicelliennes, il a cependant démontré de façon indéniable que la chambre d'incubation des Cyclostomes n'était autre chose qu'un bryozoïde ayant subi des modifications plus ou moins accusées suivant les espèces.

§ 8. — Discussion

De ce court exposé, il résulte que la chambre d'incubation était encore peu connue, quant à sa structure et ses rapports avec le bryozoïde producteur de l'œuf. Parmi les Chéilostomes, nous ne

possédions que la description anatomique de l'ovicelle dans trois espèces : *Bicellaria ciliata* (**Nitsche**, 70), *Flustra membranaceo-truncata* (**Vigelius**, 83), et *Bugula calathus* (**Vigelius**, 86), et les opinions des deux auteurs ne sont pas en complète concordance. Il me paraît d'ailleurs évident, *a priori*, que la structure de l'ovicelle de *Bicellaria ciliata* ne fait pas exception à la règle commune. Chacune des deux vésicules qui la constituent doit appartenir à un bryozoïde distinct ; de même, le faisceau musculaire que **Nitsche** décrit comme s'insérant sur la face inférieure de la vésicule inférieure, ne peut être que le muscle symétrique de celui qu'il dit se porter contre la face antérieure ou frontale de cette même vésicule.

L'hypothèse émise par **Vigelius** sur l'origine des éléments cylindriques de l'épithélium limitant la cavité vésiculaire inférieure, ne peut être non plus soutenue. Il ressort, en effet, très clairement, de l'examen comparé de cet épithélium aux divers stades du développement de l'embryon, que les éléments pavimenteux primitifs se transforment graduellement en éléments cubiques et cylindriques. Quant aux cellules polynucléées, elles ne sont pas autre chose que les leucocytes sphérulaires que j'ai signalés dans la cavité générale et dans la vésicule ovicellienne inférieure, et leurs fonctions, ainsi que nous le verrons plus loin, ne sont pas de former les éléments épithéliaux cylindriques précédents.

Enfin, **Prouho** suppose que dans l'ovicelle des Chéilostomes, l'espace intervésiculaire, la cavité d'incubation, communique avec la cavité générale. Mais, dans aucune des vingt-une espèces sur lesquelles j'ai pu faire l'étude de la chambre d'incubation, je n'ai jamais constaté l'existence d'un orifice quelconque mettant la cavité générale en communication avec la cavité incubatrice. Cet orifice doit se créer par rupture d'une partie de la paroi de la vésicule inférieure, au moment du passage de l'œuf de la cavité générale du bryozoïde dans la cavité d'incubation, ainsi que je l'indiquerai plus loin ; mais il n'est que temporaire, sans doute, et dans aucun cas on ne peut le considérer comme faisant partie de la structure normale de l'ovicelle.

§ 9. — Conclusions

La *cavité d'incubation*, celle dans laquelle s'effectue le développement de l'embryon chez les Ectoproctes marins dits *vivipares*, offre des dispositions anatomiques très variables, soumises aux rapports qu'elle présente vis-à-vis du bryozoïde producteur de l'œuf.

La cavité d'incubation peut être extérieure par rapport aux différents bryozoïdes de la colonie et n'être qu'une dépendance de la paroi frontale de deux bryozoïdes voisins, dont l'un est le producteur de l'œuf : *type Bugula*. Elle est quelquefois une simple dépendance de la cavité générale du bryozoïde qui a donné naissance à l'œuf : *type Cellaria*. Elle peut n'être aussi qu'une simple modification de la gaine tentaculaire du polypide de ce bryozoïde, soit qu'elle n'occasionne aucun changement dans la vie du polypide : *type Lepralia Pallasiana*, soit qu'elle entraîne la dégénérescence du reste du polypide : *type Bowerbankia*, soit enfin qu'elle occasionne l'avortement du polypide dont la gaine tentaculaire seule se développe : *type* Cyclostome.

Dans le *type Bugula*, que l'on trouve réalisé chez tous les Chéilostomes où la chambre d'incubation a été plus spécialement désignée sous le nom d'*ovicelle*, l'œuf évolue dans une cavité formée par les faces en regard de deux vésicules dépendant de la paroi frontale des deux bryozoïdes intéressés.

Dans le *type Cellaria*, réalisé chez *Cellaria fistulosa*, et *C. salicornioïdes* parmi les espèces que j'ai observées, la cavité incubatrice tend à devenir distincte de la cavité générale du bryozoïde producteur de l'œuf, dont elle est séparée par une cloison transversale incomplète, et possède un orifice operculé externe qui lui est propre. L'embryon n'évolue pas, cependant, directement dans cette cavité et il en est isolé par un sac membraneux fourni par le follicule ovarien.

Dans le *type Lepralia Pallasiana* qui doit être le cas de tous les Chéilostomes vivipares dépourvus d'ovicelles, la chambre d'incubation est formée par une sorte de poche membraneuse constituée aux dépens de la région sus-diaphragmatique de la gaine tentaculaire.

Dans le *type Bowerbankia* que j'ai trouvé réalisé dans *Bowerbankia pustulosa*, *Amathia lendigera*, *A. semiconvoluta* et *Vesi-*

cularia spinosa, la partie sous-diaphragmatique de la gaine tentaculaire du polypide ovifère qui a dégénéré, forme la cavité d'incubation.

Enfin, dans le type Cyclostome le polypide du bryozoïde ovifère avorte en grande partie, et la gaine tentaculaire seule se développe, abritant les embryons dans sa partie sous-diaphragmatique. C'est, sans aucun doute, le cas de tous les Cyclostomes.

CHAPITRE IX

APPAREILS PHYSIOLOGIQUES : *NUTRITION*

La description que je viens de faire des différentes parties de la colonie bryozoaire, montre qu'il existe dans la série des Ectoprocres marins, un plan de constitution à peu près uniforme, ne subissant que de légères modifications suivant les groupes ou suivant les espèces. D'ores et déjà, on peut prévoir que les procédés utilisés par cette organisation dans l'accomplissement des différentes fonctions, présentent eux-mêmes peu de variations, et, par suite, je n'aurai que très peu à ajouter à ce que j'en ai dit pour la *Bugula Sabatieri* (p. 62 et suiv.).

Je commencerai par l'étude des fonctions nutritives, que je ferai précéder de celle des mouvements de dévagination et d'invagination du polypide, dont l'action est commune à ces différentes fonctions.

I. — Dévagination et invagination du Polypide

§ 1er. — Dévagination

La sortie du polypide dans le milieu extérieur est toujours limitée à la région tentaculaire qui, seule, peut faire saillie à la surface du bryozoïde. Nous avons vu, dans *Bugula Sabatieri* (p. 63), la dévagination du polypide se produire sous l'action des muscles pariétaux, des muscles pariéto-diaphragmatiques et des bandes musculaires pariéto-vaginales ; l'invagination, au contraire, sous l'action du muscle grand rétracteur, des bandes musculaires pariéto-vaginales et des muscles pariéto-diaphragmatiques, complétée par le muscle constricteur du diaphragme. Or, tous ces muscles consti-

tuent autant d'organes que nous avons retrouvés dans le bryozoïde de tous les Ectoproctes et, sauf les bandes musculaires pariéto-vaginales, avec les mêmes rapports. Il en résulte que ces muscles, dont les connexions sont les mêmes, doivent avoir des fonctions analogues.

La sortie du polypide s'effectue en effet, dans tous les cas, par la contraction des muscles pariétaux et des muscles pariéto-diaphragmatiques, à laquelle il faut joindre, pour les Chéilostomes et les Cyclostomes, celle des bandes musculaires pariéto-vaginales. La contraction des muscles pariétaux a pour résultat de rapprocher la paroi frontale des parois latérales sur lesquelles ils s'insèrent ; la paroi frontale s'infléchit, devient concave extérieurement, et, grâce à l'obliquité des fibres, le liquide de la cavité générale se trouve graduellement comprimé de la partie inférieure du bryozoïde vers la partie supérieure. Par l'intermédiaire de l'orifice du canal circulaire, il s'échappe dans ce dernier et, par là, dans le canal des tentacules qui, dilatés et rendus turgescents, compriment à leur tour le liquide de la portion sous-diaphragmatique de la gaine. Celui-ci complète ou détermine, peut-être, l'action des muscles pariéto-diaphragmatiques dans la dilatation de l'orifice du diaphragme, à travers lequel liquide et tentacules passent, écartant les parois de la portion sus-diaphragmatique de la gaine et forçant finalement l'ouverture de l'orifice zoécial, dont ils soulèvent l'opercule quand il en est pourvu. La contraction des muscles pariétaux continuant toujours à s'exercer, le polypide se dévagine complètement et agite ses tentacules dans le milieu extérieur.

Dans les Chéilostomes, les Cténostomes et les Cyclostomes, les bandes musculaires pariéto-vaginales, ou les muscles pariéto-vaginaux pour ces derniers, contribuent sans doute à faciliter la sortie du polypide. Par leur contraction, les bandes musculaires soulèvent le polypide et le portent ainsi au niveau supérieur de la cavité générale ; les muscles pariéto-vaginaux des Cténostomes dilatent, au contraire, le canal sus-diaphragmatique et favorisent le passage des tentacules. Enfin, le liquide renfermé dans le canal digestif du polypide, sous la pression que reçoivent les parois de ce dernier de la part du liquide de la cavité générale, est rejeté dans la cavité de la gaine tentaculaire, augmentant ainsi la poussée que le contenu de cette dernière exerce contre le diaphragme et contre les parois de l'orifice zoécial.

§ 2. — Invagination

La rentrée du polypide est soumise à l'action successive du muscle grand rétracteur, des bandes ou muscles pariéto-vaginaux et des muscles pariéto-diaphragmatiques. Le premier, en se contractant, entraîne après lui le disque tentaculaire et, par conséquent, tout le polypide dans la cavité générale ; mais il est secondé en cela par les deux autres groupes de muscles dont la contraction a pour effet d'invaginer la gaine tentaculaire. Les muscles pariétaux ne se détendent qu'au fur et à mesure de la pénétration du polypide dans la cavité générale, et leur contraction ne prend fin que lorsque le muscle constricteur du diaphragme a lui-même supprimé toute communication entre la cavité de la région sous-diaphragmatique de la gaine et le milieu extérieur. Dans les espèces du genre *Bugula* et dans les Cténostomes, les parois du bryozoïde se plissent au niveau de l'orifice zoécial qu'elles forment ; dans les Chéilostomes operculés, les muscles operculaires entrent en jeu, rabattent l'opercule sur l'orifice zoécial et cessent alors leur action.

§ 3. — Historique

Depuis 1845, époque à laquelle **Van Beneden** (45) publia ses recherches sur l'organisation de *Laguncula repens*, on connaît l'action des muscles pariétaux (son muscle extenseur) dans la dévagination du polypide, ainsi que celle des muscles pariéto-vaginaux (son muscle rétracteur angulaire), des muscles pariéto-diaphragmatiques (son muscle rétracteur de la gaine) et du muscle grand rétracteur (son muscle rétracteur de la couronne tentaculaire) dans l'invagination du polypide. **Van Beneden** a encore considéré comme muscles rétracteurs, le cordon funiculaire (son muscle rétracteur de l'estomac) auquel il a attribué une nature musculaire, et un second muscle (son muscle rétracteur de l'œsophage) dont je n'ai retrouvé l'équivalent dans aucune des espèces que j'ai observées.

Nitsche (71, p. 436 et 437) a précisé encore davantage et avec une très grande exactitude les causes qui président à l'extension et à la rétraction du polypide ; mais, ayant méconnu l'existence de l'orifice du canal circulaire, il attribue presque entièrement la

sortie du polypide à la pression exercée par le liquide de la cavité générale sur le polypide lui-même.

Jullien (88, p. 67 et 68) a donné pour ses Bryozoaires chéilostomiens monodermiés une description de la rentrée et de la sortie du polypide dans les zoécies, que je crois devoir donner *in extenso*, tellement l'explication de ces mouvements me paraît ingénieuse :

« Quand un Polypide veut sortir de sa loge, il faut qu'il cède la » place à une quantité d'eau équivalente à son volume, mais la » zoécie est rigide, elle ne cède la place sur aucun de ses côtés ; il » faut cependant que le vide produit par la sortie du polypide soit » comblé ; cette opération s'effectue par le bord postérieur de » l'opercule, ainsi que j'ai pu le voir sur une zoécie de *Catenicella* » *ventricosa* qu'on a bien voulu me donner au Muséum. L'exem- » plaire était conservé dans l'alcool ; cette zoécie avait l'opercule » entr'ouvert, son bord postérieur ne touchait pas la paroi calcaire. » L'opercule des Chéilostomiens n'est pas articulé par son bord » postérieur ; il s'articule latéralement, au-dessus du niveau de ce » bord, et fait jouer à l'opercule un double rôle ; il clôt la gaine » tentaculaire antérieurement et clôt postérieurement une seconde » cavité qui est la poche dans laquelle pénètre l'eau de mer pen- » dant la sortie du Polypide. Chez les espèces que Th. Hincks a » placées dans son genre Schizoporella, l'opercule porte sur sa » lèvre inférieure une petite dent, qui s'abaisse pendant la sortie » du Polypide, et maintient grandement ouvert l'orifice de cette » chambre à eau. Quand le Polypide rentre dans sa loge, l'eau est » chassée de celle-ci, et l'opercule se referme sur tout l'orifice. » L'orifice est donc non-seulement l'ouverture de la gaine tentacu- » laire, mais encore l'ouverture de la *chambre à eau de compen-* » *sation*. »

Pergens (89, p. 507-509) a critiqué l'opinion émise par **Jullien** et a donné une description toute différente de la manière dont s'accomplissent les mouvements de sortie du polypide. L'auteur a étudié la dévagination et l'invagination du polypide dans *Flustra carbasea* et *Flustra securifrons*, et suppose qu'elle s'effectue par les mêmes procédés dans les autres espèces qui possèdent une structure semblable à celle des précédentes. Il a constaté que les mensurations faites sur des colonies de *Flustra carbasea* anesthésiées étaient toujours les mêmes, soit que le polypide fût en état d'extension, soit qu'il fût à l'état de contraction. Il n'a jamais observé

non plus la chambre à eau de compensation décrite par **Jullien**, et, supposant les parois du bryozoïde rigide, il ne croit pas à l'action des muscles pariétaux. Par suite, il attribue la sortie du polypide à la communication de la cavité de la gaine tentaculaire avec la cavité générale et s'exprime ainsi :

« Das Diaphragma wirkt wie eine Pumpe ; venn das Thier sich » austülpen will, dehnen sich die Längsmuskeln aus, die Ringmus- » keln ebenso. Die Zoœciumhöhle communicirt alsdann durch das » Diaphragma mit der Scheidenhöhle und in beiden ist der Druck » gleich ; das Diaphragma schlieszt nun seine Ringmuskeln und so » sind Zoœciumhöhle und Scheidenhöhle von einander abgeschlos- » sen ; die Längsmuskeln des Diaphragmas werden contrahirt, » wodurch ein Volum Wasser aus der Scheidenhöhle entfernt und » der Zoœciumhöhle zugeführt wird ; hierdurch ist der Druck in » beiden ungleich und wird die Scheide sammt Inhalt gegen den » *locus minoris resistentiæ*, hier das Operculum, gedrängt, bis der » Druck wieder gleich ist ; dieses Pumpen kann öfters geschehen, » und während dessen contrahiren sich die Muskeln der Tenta- » kelscheide ; dabei drückt die Tentakelkrone das Operculum » offen ; hierdurch kommt Wasser in die Scheide und das Dia- » phragma pumpt dieses dann in die Zoœciumhöhle, um den Druck » im Gleichgewicht zu halten. Bei der Retraction der Krone, wel- » ches durch die Groszen Retractoren geschieht, flieszt das Wasser » der Zoœciumhöhle durch Diaphragma - und Opercularöffnung » nach auffen. »

Il existe, par conséquent, trois opinions distinctes sur la manière dont s'effectuent les mouvements de sortie et d'entrée du polypide dans le bryozoïde. La première, émise par **Van Beneden**, et légèrement complétée et modifiée par **Nitsche**, suppose que la paroi frontale jouit d'une certaine flexibilité et attribue essentiellement la dévagination du polypide à l'action des muscles pariétaux, tandis que l'invagination s'opère par la contraction du muscle grand rétracteur du polypide. Les deux autres, quoique bien différentes l'une de l'autre, ont cependant un même point de départ. **Jullien** et **Pergens** supposent que les parois du bryozoïde sont rigides dans certaines espèces, et que, dans ces cas, l'action des muscles pariétaux ne peut intervenir dans l'explication des mouvements de sortie du polypide. La nature a horreur du vide, pense **Jullien**, et il entrevoit alors la nécessité d'une chambre à eau de

compensation qu'il trouve réalisée dans une zoécie de *Catenicella ventricosa*, dont « l'opercule entr'ouvert ne touchait pas la paroi calcaire par son bord postérieur. » Il retrouve les mêmes dispositions dans les espèces du genre *Schizoporella*, et sans faire une coupe, sans décalcifier un échantillon, il conclut à l'existence d'une chambre à eau de compensation. **Pergens** n'a pas retrouvé cette dernière dans les espèces qu'il a examinées et reproche à **Jullien**, injustement d'ailleurs, de n'avoir pas tenu compte de la résistance qu'offrent les muscles operculaires. Il explique la poussée que reçoit le polypide de la part du liquide de la cavité générale, par une différence de pression entre ce dernier et le liquide de la cavité de la gaine tentaculaire, occasionnée par le passage de la plus grande partie de celui-ci dans la cavité générale, à travers l'orifice du diaphragme jouant le rôle de pompe.

§ 3. — Discussion

Tout en reconnaissant combien les opinions de **Jullien** et de **Pergens** sont ingénieuses, je suis obligé, cependant, à ne leur reconnaître que ce caractère, car elles sont inexactes l'une et l'autre. La chambre à eau de compensation de **Jullien**, pas plus que l'entonnoir ou cornicule que ce même auteur (84, p. 39) a décrit dans *Cellepora Malusii*, n'existent dans aucune des espèces que j'ai observées, et j'ai déjà expliqué la méprise de **Jullien** au sujet de la cornicule des *Microporellidæ* (p. 212). Il en est de même pour le diaphragme que **Pergens** a supposé faire communiquer la cavité de la gaine tentaculaire avec la cavité générale. Un semblable organe, présentant de tels rapports, ai-je dit (p. 212), ne se rencontre dans aucun des Bryozoaires que j'ai observés.

Toute discussion devient donc inutile. Mais je répondrai à l'opinion de **Jullien** et de **Pergens** sur la rigidité des parois du bryozoïde, par une question : Quel est donc le rôle des muscles pariétaux dont la présence est constante chez tous les Bryozoaires ? Car, je suppose que si la paroi frontale ne présentait pas une certaine flexibilité, les muscles pariétaux s'atrophieraient et disparaîtraient finalement, par suite même de la perte de leur fonction. Il n'en est rien et, au contraire, ces muscles sont d'autant plus développés, les fibres musculaires qui les forment sont d'autant plus nombreuses, que les parois du bryozoïde sont plus fortement calcifiées. C'est

que, sans aucun doute, la paroi frontale, malgré la calcification dont elle est le siège, conserve toujours une élasticité suffisante pour subir, lors de la contraction des muscles pariétaux, une dépression comblant le vide produit par la sortie du polypide.

Quant à l'objection faite par **Pergens** à **Jullien** sur la résistance offerte par les muscles operculaires, elle pourrait aussi m'être adressée. Ce sont des muscles occluseurs, dit **Pergens** (89, p. 508), et l'ouverture de l'orifice zoécial ne pouvant avoir lieu par leur action, nécessite une pression encore plus grande de l'intérieur contre l'opercule. Cette objection n'est pas fondée. Les muscles operculaires sont bien, en effet, des muscles occluseurs, mais on ne saurait les considérer comme exerçant une action continue pendant toute la durée de l'occlusion. Il est facile de constater sur les espèces transparentes que ces muscles, une fois l'opercule rabattu sur l'orifice zoécial, se relâchent, et par suite, lorsque le polypide veut se dévaginer à nouveau, il n'a pas à lutter contre la résistance des muscles operculaires qui ne sont plus en état de contraction.

§ 5. — Conclusions

Il résulte donc que les opinions de **Jullien** et de **Pergens**, relatives à la sortie et à la rentrée du polypide doivent être abandonnées comme étant établies sur des données anatomiques inexactes. La théorie émise par **Van Beneden** et par **Nitsche** est plus conforme à la réalité des faits, quel que soit le groupe que l'on considère ; mais il faut joindre à l'action des muscles extenseurs et rétracteurs, celle qui résulte de la communication de la cavité générale avec le canal circulaire, communication que ces auteurs ont ignorée.

II. — Digestion

§ 1er. — Préhension. — Déglutition. — Digestion œsophagienne

Je ne reviendrai pas sur la manière dont s'opèrent la *préhension* et la *déglutition*. Elles s'effectuent dans toutes les espèces que j'ai pu observer par transparence sur le vivant, comme dans la *Bugula Sabatieri* (v. p. 64). Il en est de même pour la digestion œsopha-

gienne. Cependant, ainsi que je l'ai fait remarquer en décrivant la structure de l'épithélium œsophagien, la cuticule qui revêt cet épithélium et qui limite la cavité œsophagienne ne présente pas dans les espèces dont l'estomac est pourvu d'un gésier une épaisseur aussi grande que dans les autres formes. Les membranes cellulaires latérales y sont elles-mêmes beaucoup plus délicates, et il semble que l'œsophage doive avoir dans ce cas une action digestive mécanique beaucoup moins puissante.

§ 2. — Digestion stomacale

Pour ce qui regarde la digestion stomacale, je n'aurai encore que bien peu à ajouter à ce que j'en ai dit pour la *Bugula Sabatieri* (v. p. 65 et 66). Dans toutes les espèces où l'estomac est privé de gésier, nous avons remarqué qu'il existait une similitude complète de structure dans la région cardiaque, dans l'estomac proprement dit et dans le cæcum stomacal. Sur le vivant, ces parties se montrent également pourvues de petites vésicules colorées en rouge-brun ou jaune-brun, situées dans les cellules épithéliales. Sur les coupes, ces dernières présentent aussi les mêmes particularités histologiques ; elles sont toutes de nature glandulaire, mais à des degrés différents, se traduisant par une vésiculisation plus ou moins grande du protoplasme ; quelques-unes se voient même abandonnant dans la cavité stomacale de petits globules de sécrétion, dont les caractères sont identiques à ceux des vésicules que renferment encore les cellules voisines. J'ai pu constater, d'ailleurs, la marche de ces vésicules de la cavité cellulaire dans la cavité stomacale et j'en ai conclu que c'étaient bien les vésicules colorées qui donnaient aux aliments renfermés dans l'estomac, la coloration brune qu'ils possèdent sur le vivant. Elles constituent donc un produit de sécrétion des cellules épithéliales de l'estomac qui, déversé dans la cavité de ce dernier, se mélange intimement aux particules alimentaires qu'elle renferme.

Les aliments, après avoir franchi le sphincter œsophagien terminal, ne font que passer dans la région cardiaque où les mouvements péristaltiques les empêchent de séjourner, et les accompagnent jusque dans la poche commune à l'estomac proprement dit et au cæcum. Ils y séjournent assez longtemps, continuellement brassés par les contractions des parois, dues en partie à l'action des

fibres incomplètement différenciées que j'ai signalées dans le plan profond du revêtement cellulaire externe, et en partie à l'élasticité de la membrane basale. Ils sont soumis à l'action de la sécrétion des cellules épithéliales et sont digérés. Les résidus de cette digestion, par une forte contraction des parois cæcales, sont chassés vers la région pylorique où ils tombent sous l'action des cils vibratiles dont est pourvu l'épithélium. Ceux-ci leur impriment un mouvement de rotation très rapide, les transforment en petits paquets fusiformes qui, par une nouvelle contraction des parois stomacales et une dilatation simultanée du passage recto-pylorique, parviennent dans la cavité rectale.

Je ne possède aucune observation directe sur la composition chimique de la sécrétion des cellules stomacales, et je n'ai obtenu aucun résultat expérimental au sujet de l'action exercée par cette sécrétion sur des aliments convenablement choisis et variés. La plupart des auteurs, **Farre** (37), **Nitsche** (71), **Vigelius** (83), etc., ont regardé les cellules épithéliales de l'estomac comme cellules hépatiques, par suite de la coloration brune que présentent les vésicules qu'elles renferment. **Vogt** (77), dans *Loxosama phascolosomatum*, les considère « comme cellules biliaires formant, pour ainsi dire, un revêtement hépatique de la paroi interne de la cavité stomacale ».

Je n'assimilerai pas, pour ma part, les cellules épithéliales de l'estomac des Ectoproctes marins à des cellules hépatiques ; mais il faut croire que la sécrétion qu'elles produisent renferme des ferments spéciaux sur la nature desquels on ne peut émettre que des hypothèses.

Dans les espèces dont l'estomac est pourvu d'un gésier, celui-ci me paraît suppléer à la faible action mécanique des parois œsophagiennes sur les aliments. C'est un appareil de trituration dans lequel le revêtement musculaire indique une puissance masticatrice très grande.

§ 3. — Digestion rectale

Parvenus dans la cavité rectale, les résidus de la digestion stomacale s'imprègnent encore de la sécrétion que produisent les cellules épithéliales, qui, ainsi que nous l'avons vu sur le vivant et

sur les coupes, ne diffèrent que très peu des cellules stomacales. A l'exception de *Membranipora pilosa*, où les cils de l'épithélium rectal continuent l'action des cils pyloriques, dans toutes les autres espèces, ces résidus sont immobiles : ils s'agglutinent entre eux et constituent des fèces arrondies qui sont expulsées au moment de la dévagination du polypide.

§ 4. — Alimentation

L'alimentation des Ectoproctes marins paraît être essentiellement constituée de petits organismes animaux et végétaux : Protozoaires, Diatomées, etc. Ce sont, en effet, les seules particules alimentaires que l'on rencontre sur les coupes, dans les différentes régions de l'appareil digestif.

§ 5. — Absorption

Les cellules de l'épithélium stomacal et rectal ne sont pas seulement que des éléments glandulaires ; elles jouent encore un rôle dans l'absorption. Sans doute, celle-ci s'effectue par simple diffusion à travers les membranes cellulaires; mais il y a lieu encore de se demander si c'est la seule voie par laquelle elle s'opère. J'ai fait vivre plusieurs espèces de Bryozoaires (Bugules, *Membranipora pilosa*, *Bowerbankia pustulosa*, *Amathia semiconvoluta*), dans de l'eau de mer tenant en suspension de fines particules de carmin ou d'encre de Chine. Or, j'ai toujours constaté, après vingt-quatre heures de séjour dans ces liquides, la présence de granulations de carmin ou d'encre de Chine à l'intérieur des cellules épithéliales de l'estomac et du rectum, plus nombreuses dans les premières que dans les secondes. On ne peut expliquer ce phénomène que par la pénétration des particules solides dans les cellules au moment où celles-ci ont rompu leur membrane pour livrer passage aux vésicules de sécrétion ; car, ni le carmin, ni l'encre de Chine ne sont digérés et leurs poussières sont rejetées avec les excréments à chacune des défécations. Ce fait expérimental permet seulement de supposer que l'absorption dont les cellules épithéliales de l'estomac et du rectum sont le siège par simple diffusion, devient directe à chaque expulsion des vésicules de sécrétion.

III. — Circulation

Les Bryozoaires sont dépourvus d'appareil circulatoire spécial. Le *liquide nourricier*, l'*hémolymphe*, ou mieux encore le *sang*, est renfermé dans la cavité générale, dans le canal circulaire et dans les canaux tentaculaires, cavités communiquant les unes avec les autres. Il est légèrement coloré en vert et renferme en dissolution des substances de nature albuminoïde, donnant un faible précipité quand on le traite par l'alcool. Il renferme deux sortes d'éléments figurés : des *leucocytes sphérulaires*, occupant surtout la périphérie de la cavité générale, et des *leucocytes vésiculaires* à peu près uniformément répandus dans les différents points de cette dernière et que l'on rencontre aussi dans le canal circulaire et les canaux tentaculaires. Parmi les caractères distinctifs que j'ai signalés (p. 236 à 239) entre ces deux sortes d'éléments, le plus important est, sans aucun doute, la faculté que possèdent les leucocytes vésiculaires de se transformer, à volonté, dirais-je, en *amibocytes*. Les granulations qu'ils renferment et qu'avec **Cuénot** (91) j'ai désignées sous le nom de *granules* ou de *ferments albuminogènes*, font toujours défaut dans les leucocytes sphérulaires. Ces granulations, qui dans *Bugula avicularia* et *B. turbinata* sont très nombreuses, se montrent le plus souvent pourvues d'un mouvement brownien très accusé ; dans quelques cas, cependant, les leucocytes sphérulaires contiennent encore de semblables granules, mais privés de tout mouvement propre.

Les fonctions qui sont dévolues à chacune de ces formes de leucocytes, sont bien difficiles à établir, étant donné l'impossibilité qu'il y a à recueillir du liquide sanguin indépendamment des autres tissus. Ce n'est donc que par comparaison que l'on peut leur assigner un rôle dans l'économie.

Cuénot (91) a observé, d'une manière à peu près constante, l'existence des granules albuminogènes dans le sang des Invertébrés et pense, avec juste raison, je crois, que ces granules représentent les agents actifs de la transformation des peptones provenant de la digestion en la substance albuminoïde qui est dissoute dans le sang. D'autre part, ce même auteur a signalé l'existence de gra-

nules pourvus d'un mouvement brownien dans les hématies d'*Arca tetragona* et d'*Ascidia mentula*. Il résulte que, s'il existe des relations de cause à effet, on peut considérer les leucocytes vésiculaires comme des éléments chargés, à la fois, de la transformation des peptones en l'albuminoïde du liquide sanguin et du transport de l'oxygène dans les différents tissus. Nous verrons, d'ailleurs, que ce ne sont pas les seules fonctions qu'ils remplissent.

Quant aux leucocytes sphérulaires, si l'on considère qu'ils sont le plus souvent placés contre les parois de la cavité générale, qu'ils existent toujours dans la chambre hypostégique des espèces à ectocyste double, et qu'enfin, on les rencontre dans tous les cas très abondants au niveau des pores squelettiques, il est permis de supposer qu'ils sont le siège des échanges gazeux caractérisant la fonction respiratoire.

Les divers mouvements effectués par le polypide au sein de la cavité générale déterminent dans le liquide qu'elle renferme, des fluctuations assez fréquentes pour que la circulation soit assurée. Il en est de même pour le liquide renfermé dans les canaux tentaculaires et le canal circulaire.

IV. — Respiration

Il n'existe pas non plus d'appareil respiratoire spécial dans les Bryozoaires. La respiration y est simplement cutanée et s'effectue, à la fois, à travers les parois du bryozoïde, à travers la gaine tentaculaire et à travers les parois des canaux tentaculaires. Les épines que l'on rencontre sur la paroi frontale de beaucoup de Chéilostomes, constituent aussi une augmentation de la surface, bien appropriée aux échanges respiratoires. Enfin, les mouvements exécutés par les tentacules du polypide dévaginé et l'action des cils vibratiles déterminent un renouvellement continu du milieu ambiant.

Les échanges gazeux entre le liquide nourricier du bryozoïde et le milieu extérieur s'expliquent très facilement quand il s'agit des parois de la gaine tentaculaire, ou des tentacules, ou des parois squelettiques non calcifiées. Il n'en est pas de même quand il s'agit des parois calcifiées, et, au premier abord, il semble que ces échan-

ges doivent y être très réduits, sinon complètement supprimés. Il n'en est rien, cependant, grâce à la présence des pores ou autres ornementations dont l'existence est générale dans les espèces calcaires. Si l'ectocyste est simple, le liquide nourricier n'est séparé du milieu extérieur au niveau des pores, que par une cuticule assez mince. Si l'ectocyste est double, les échanges ont lieu alors par l'intermédiaire du liquide de la cavité hypostégique qui, encore au niveau des pores, n'est séparé de celui de la cavité générale que par un simple feuillet cuticulaire.

Les pores constituent donc de véritables organes respiratoires et c'est ainsi qu'il faut considérer le liquide de la chambre hypostégique et les leucocytes sphérulaires. Ceux-ci, en particulier, par leur présence constante dans les pores ou dans leur voisinage, me paraissent jouer le rôle d'accumulateurs, se chargeant d'oxygène et d'acide carbonique. Ils cèdent l'oxygène au liquide sanguin qu'ils débarrassent de son acide carbonique, tandis qu'ils prennent l'oxygène au milieu extérieur et lui cèdent en retour de l'acide carbonique.

Nous avons remarqué aussi, à propos du système tégumentaire des Microporellidæ (p. 169), l'existence d'une cavité sous-squelettique en communication avec le milieu extérieur par le pore médian frontal. Ces dispositions sont évidemment très avantageuses au point de vue du bon acccomplissement de la fonction respiratoire.

V. — Excrétion

A l'exception de l'organe glandulaire pair que présente la gaine tentaculaire de *Lepralia Pallasiana*, *L. pertusa*, *Schizoporella sanguinea*, *S. linearis*, *Retepora cellulosa*, *Cellepora avicularis* et *C. pumicosa*, je n'ai constaté dans aucune des espèces que j'ai étudiées, l'existence d'une organisation quelconque, à fonction indéterminée, à laquelle aurait pu être attribuée la fonction excrétrice. Il semble même que tous les Bryozoaires Ectoproctes marins soient privés d'appareil excréteur ; car, l'organe glandulaire des espèces que j'ai désignées ci-dessus, non seulement ne présente pas les caractères que l'on a l'habitude d'assigner aux organes excréteurs, aux néphridies, — puisque sa cavité ne communique

pas avec la cavité générale, — mais encore il se montre indifférent vis-à-vis des solutions physiologiques colorées.

J'ai donc essayé de déterminer expérimentalement la manière dont s'accomplissait l'excrétion et, suivant l'exemple de quelques auteurs, j'ai fait vivre plusieurs espèces d'Ectoproctes dans les solutions physiologiques colorées qui, jusqu'ici, ont fourni les meilleurs résultats.

§ 1er. — Réactions des différentes parties du bryarium vis-a-vis des solutions physiologiques colorées

Plusieurs colonies de *Bugula avicularia*, *B. neritina*, *Scrupocellaria reptans*, *Lepralia Pallasiana*, *Bowerbankia pustulosa* et *Amathia semiconvoluta*, ont vécu dans de l'eau de mer additionnée d'une solution physiologique de carmin d'indigo, de brun Bismarck et de carmin ammoniacal, et voici, très brièvement exposés, les résultats que ces espèces m'ont fournis :

a. — *Carmin d'indigo.*

Bugula neritina. — 24 heures après = Les leucocytes vésiculaires sont colorés en bleu dans les différents bryozoïdes, un peu plus vivement dans les bryozoïdes pourvus d'un polypide actif que dans ceux possédant un rudiment polypidien ou un corps brun. Toutes les autres parties possèdent leur coloration normale.

48 heures après = Mêmes observations. Les polypides dégénèrent.

72 heures après = Mêmes observations. Les rudiments des polypides régénérés sont assez nombreux.

Bugula avicularia. — 24 heures après = Les leucocytes sphérulaires seuls sont colorés en bleu par le carmin d'indigo.

48 heures après = Les leucocytes sphérulaires ont une coloration bleue de plus en plus vive. De fines granulations bleues existent dans les cellules de l'épithélium stomacal. Polypides pour la plupart dégénérescents.

72 heures après = Mêmes observations. Rudiments de polypides régénérés rares.

Scrupocellaria reptans. — 24 heures après = Le plexus mésenchymateux qui revêt l'estomac présente la coloration bleue. Les leucocytes et les autres tissus ont la coloration normale.

48 et 72 heures après = Mêmes observations. Les polypides ont à peu près tous dégénéré.

Lepralia Pallasiana. — 24 heures après = Tous les tissus ont leur coloration ordinaire.

48 heures après = La gaine tentaculaire est seule colorée par le carmin d'indigo.

72 heures après = Mêmes observations. Les polypides ne se montrent pas trop incommodés par ce séjour.

Bowerbankia imbricata et *Amathia semiconvoluta*. — Quelle que soit la durée de l'immersion, on n'observe aucune trace du pigment bleu, si ce n'est dans le gésier.

b. — *Brun Bismarck*

Bugula neritina et *B. avicularia*. — Ces deux espèces offrent les mêmes réactions vis-à-vis du brun Bismarck.

24 heures après = A l'exception du liquide de la cavité générale, tous les tissus des différents bryozoïdes possèdent une coloration jaune-paille générale.

48 heures après = Les parois tentaculaires et le tissu mésenchymateux renferment de fines granulations rouge-brun. Mêmes observations que dessus pour les autres parties.

72 heures après = Tous les polypides ont dégénéré et le corps brun présente une coloration fondamentale jaune, mouchetée de rouge-brun. Dans les jeunes bryozoïdes, les dispositions sont toujours identiques.

Scrupocellaria reptans. — 24 heures après = Coloration jaune générale, sauf pour le liquide de la cavité générale qui est incolore.

48 heures après = Mêmes observations. Les vésicules de l'épithélium stomacal se montrent plus vivement colorées par le brun Bismarck que les autres tissus.

72 heures après = La coloration jaune générale existe encore. Les vésicules de l'épithélium stomacal ont acquis une coloration jaune-brun très prononcée. Beaucoup de polypides dégénérés forment des corps bruns fortement colorés par le pigment artificiel.

Lepralia Pallasiana. — 24 heures après = Toutes les parties, sauf le liquide nourricier et les leucocytes, sont colorées uniformément en jaune.

48 heures après = Avec la coloration jaune générale, on observe encore de fines granulations rouge-brun dans l'épithélium tentaculaire externe et dans les parois de l'œsophage et du pylore. Les vésicules glandulaires rectales et stomacales possèdent aussi une couleur rougeâtre. Quelques leucocytes sont légèrement colorés.

72 heures après = Tous les leucocytes sont colorés, mais tous les polypides adultes ont dégénéré et les corps bruns se montrent assez grandement pourvus du pigment rouge-brun.

Bowerbankia imbricata. — 24 heures après = Coloration jaune générale, moins le liquide de la cavité générale et les leucocytes, qui restent toujours incolores, quelle que soit la durée de l'immersion.

48 heures après = Quelques fines granulations rouge-brun dans les parois de l'œsophage et du rectum ; les vésicules glandulaires du cæcum stomacal présentent une coloration rougeâtre.

72 heures après = Mêmes observations. Quelques polypides ont dégénéré.

Amathia semiconvoluta. — 24 heures après = Les polypides sont colorés faiblement en jaune, mais les leucocytes présentent des vésicules fortement colorées en rouge-vermillon très vif. (Pl. VIII, fig. 18).

48 heures après = Mêmes observations ; mais des granulations rougeâtres se montrent dans l'épithélium tentaculaire externe et dans les parois de l'œsophage. Les vésicules glandulaires de l'estomac possèdent une coloration rougeâtre.

72 heures après = Mêmes observations. Polypides dégénérescents.

c. — *Carmin ammoniacal.*

Les six espèces se comportent de la même manière vis-à-vis du carmin ammoniacal.

24 heures après = On constate que les vésicules glandulaires de l'épithélium stomacal, seulement, ont pris une légère teinte rose.

48 heures après = Les vésicules précédentes sont un peu plus colorées, mais beaucoup de polypides ont déjà dégénéré. Les autres tissus sont toujours incolores.

72 heures après = Mêmes observations. Quelques granulations du tissu funiculaire possèdent une couleur faiblement rosée.

Si nous comparons, maintenant, ces divers résultats, nous constatons que :

1° Les différents tissus d'un même bryozoïde ne se comportent pas également vis-à-vis de la même solution physiologique. Dans *Bugula neritina*, par exemple, il n'y a que les leucocytes vésiculaires qui prennent la coloration bleue du carmin d'indigo ; les autres tissus se montrent indifférents ;

2° Dans une même espèce, un tissu donné ne réagit pas de la même manière avec les différentes solutions physiologiques. Les leucocytes de *Bugula neritina*, par exemple, se colorent vivement dans le carmin d'indigo, tandis qu'ils conservent leur coloration normale avec le carmin ammoniacal ;

3° Dans deux espèces différentes, le même tissu peut offrir des réactions distinctes avec une solution physiologique donnée. Les leucocytes, qui, dans *Bugula neritina* et *B. avicularia*, prennent une belle coloration bleue sous l'action du carmin d'indigo, conservent toujours leur coloration normale dans les autres espèces ;

4° Les leucocytes, les vésicules glandulaires de l'épithélium stomacal et rectal, les cellules de l'épithélium tentaculaire externe, celles de l'épithélium œsophagien et pylorique, le tissu mésenchymateux et les parois de la gaine tentaculaire sont les parties du bryozoïde se colorant dans les solutions physiologiques, et leur degré d'affinité pour la matière colorante de ces dernières correspond à l'ordre

même de leur énumération, les leucocytes ayant la plus grande affinité.

Quelle signification faut-il attribuer à ces faits ? Ces différents tissus, se colorant dans les solutions physiologiques, peuvent-ils être considérés comme étant les parties du polypide où s'effectue normalement le dépôt des produits de désassimilation ?

Les nombreuses considérations sur la valeur des solutions physiologiques dans la recherche des organes excréteurs, exposées dans les travaux de **Eisig** (87), **Kowalevsky** (89 et 95) et **Cuénot** (92 et 97), autorisent à répondre affirmativement à cette dernière question. Et, avec **Harmer** (91), qui a été le premier à employer cette méthode dans la découverte du mode d'excrétion chez les Bryozoaires Ectoproctes, je conclurai que toutes les parties de l'organisation du bryozoïde, dans lesquelles on constate la présence d'une pigmentation dérivée de la solution physiologique employée, sont aptes à recevoir les produits nuisibles à l'organisme.

§ 2. — Destinée des produits d'excrétion

Quelle est la destinée des produits d'excrétion ?

Ostroumoff (86) attribue la « mue » périodique du tube digestif à l'absence d'organes excréteurs. **Harmer** (91) trouve dans le rejet du corps brun par le nouveau polypide un processus excréteur spécial, à l'aide duquel le bryozoïde se débarrasse des substances nuisibles que le polypide dégénéré avait accumulées dans ses parois. Cet auteur signale, en même temps, l'excrétion qui s'effectue d'une manière à peu près continue par la sécrétion des cellules stomacales. Ce sont, évidemment, deux procédés distincts assurant, au moins en partie, la fonction excrétrice. Ils ne sont pas les seuls. Ainsi que je l'ai démontré pour *Bugula Sabatieri* (p. 72) les cellules de l'épithélium tentaculaire du bord externe sont aussi le siège d'une excrétion dont le fonctionnement n'est pas continu, il est vrai, mais qui se renouvelle si fréquemment qu'on peut le considérer, vu l'étendue des tentacules, comme supérieur à celui des parois stomacales.

Dans toutes les espèces où j'ai pu observer le polypide à l'état de dévagination (*Bugula avicularia*, *B. turbinata*, *B. calathus*, *B. neritina*, *Scrupocellaria reptans*, *Lepralia Pallasiana*, *Alcyonidium cellarioïdes*, *Bowerbankia pustulosa*, *Amathia lendigera* et *A. semi-*

convoluta, j'ai toujours constaté la formation et le rejet de petites vésicules excrétrices aux dépens des cellules épithéliales du bord tentaculaire externe, tout comme dans la *Bugula Sabatieri*. Mais, c'est surtout dans *Bugula neritina* et *Amathia semiconvoluta*, que ce procédé d'excrétion est le plus apparent et le plus facile à suivre. Les tentacules de ces deux espèces sont, en effet, colorés par un pigment qui ne diffère pas, pour la première de celui du réseau mésenchymateux pariétal, pour la seconde de celui dont est pourvue la région pylorique du polypide. La coloration n'est cependant pas générale ; elle est due, en partie, à des portions de tissu mésenchymateux engagé dans le canal tentaculaire, et en partie, à des granulations colorées, semblables à celles qui entrent dans la constitution du tissu mésenchymateux, renfermées dans les cellules épithéliales du bord tentaculaire externe. Or, le contenu des vésicules excrétées par ces dernières est composé précisément par ces mêmes granulations qui contribuent à en rendre le mode de formation très apparent. La figure 8 (Pl. VIII) montre une portion de tentacule de *Bugula neritina* — les dispositions sont identiques dans *Amathia semiconvoluta* — coloré au vert de méthyle, sur laquelle a été représentée l'origine des vésicules excrétrices telle qu'on l'observe à l'état normal. Dans la cavité du canal tentaculaire (*ct*), on aperçoit des éléments mésenchymateux (*em*) colorés de la même manière que le réseau pariétal, et dans quelques-unes des cellules épithéliales du bord externe (*ete*) on voit aussi des granulations de même couleur ; enfin, l'une de ces cellules (*v'*) présente une saillie périphérique entièrement occupée par de semblables granulations. Tout à côté du tentacule on peut remarquer deux vésicules (*v*) venant de se détacher des cellules qui les ont produites et qu'elles ont débarrassées des granulations qu'elles renfermaient.

Après l'observation de pareils faits, on ne saurait nier que les cellules épithéliales du bord tentaculaire externe ne soient le siège d'une excrétion. De même, on ne peut pas supposer que les granulations colorées des cellules tentaculaires proviennent directement des éléments mésenchymateux renfermés dans le canal tentaculaire; ceux-ci se déchargent des produits de la désassimilation qu'ils ont accumulés, au détriment des cellules tentaculaires qui les emmagasinent de nouveau pour les rejeter dans le milieu extérieur.

Ainsi donc, aux procédés d'excrétion s'accomplissant par la sécrétion des cellules stomacales et par l'expulsion assez géné-

rale, mais non constante, du corps brun, il faut encore joindre celui qui s'effectue par les tentacules à chacune des dévaginations du polypide.

Harmer (93, p. 113-123) a décrit fort minutieusement dans quelques espèces du genre *Tubulipora*, l'existence de vésicules brunes qui, abondantes surtout dans les parties jeunes de la colonie, se retrouvent aussi dans l'épithélium du bord tentaculaire externe des polypides. Bien que cet auteur n'ait pas constaté leur excrétion directe, car ses observations ont été faites sur des coupes histologiques, je ne doute pas qu'elles ne correspondent aux vésicules excrétrices que je viens de signaler dans plusieurs espèces chéilostomes et cténostomes. Par suite, ce processus d'excrétion me paraît devoir être considéré comme général.

§ 2. — Conclusions

De l'étude qui précède, on peut tirer les conclusions suivantes :

La plupart des tissus entrant dans l'organisation d'un bryozoïde sont aptes, quoique inégalement, à débarrasser le liquide de la cavité générale ou liquide nourricier, des substances nuisibles provenant de la désassimilation. Celles-ci s'accumulent en certains points au profit de tous les autres, variables avec les espèces, et sont cédées ensuite, au fur et à mesure, à des tissus plus spécialement destinés à leur expulsion dans le milieu extérieur, au nombre desquels l'épithélium stomacal et l'épithélium tentaculaire doivent être cités en première ligne.

CHAPITRE X

REPRODUCTION SEXUÉE

La propriété de se multiplier par voie sexuée et par voie de bourgeonnement est commune à tous les Bryozoaires marins. Chez tous aussi, le polypide, après une existence assez limitée, dégénère et, le plus généralement, est remplacé dans le bryozoïde par un nouveau polypide, dit *régénéré*. Ce sont là trois modes bien distincts de reproduction que j'étudierai successivement, et je commencerai d'abord par la reproduction sexuée.

A l'exception de *Cylindrœcium dilatatum* dont les bryozoïdes m'ont paru être unisexués, l'*hermaphrodisme* est de règle et, dans les différentes espèces que j'ai observées, on trouve à la fois dans un même bryozoïde des œufs et des spermatozoïdes. Mais ces éléments sexuels, qui, autant que j'ai pu le constater, font leur apparition simultanément, au moins dans les jeunes bryozoïdes, ne parviennent pas toujours à leur maturité en même temps, et ce sont les éléments mâles qui devancent le plus souvent les éléments femelles. Bien que n'ayant pas fait de recherches spéciales à cet égard, la *protandrie* m'a paru être évidente dans *Cellaria fistulosa*, *C. salicornioïdes*, *Lepralia Pallasiana*, *Flustra securifrons*, *Microporella ciliata*, *Schizoporella unicornis*, *S. sanguinea*, *S. auriculata*, *Retepora cellulosa*, *Cellepora pumicosa*. Les œufs et les spermatozoïdes atteignent leur développement complet dans la même période chez *Aetea anguina*, *B. avicularia*, *B. turbinata*, *B. catathus*, *B. neritina*, *Membranipora pilosa*, *Alcyonidium cellarioïdes* et *Bowerbankia pustulosa*. Enfin, je n'ai pas constaté de cas de *protogynie*.

I. — Ovogenèse

§ 1er. — Structure de l'ovaire

La situation qu'occupe l'ovaire dans la cavité générale du bryozoïde est quelque peu variable. Il est pariétal dans le plus grand nombre de mes espèces, c'est-à-dire placé contre les parois de la cavité générale ; il est rarement central (Pl. VI, fig. 7, *ova*), c'est-à-dire suspendu dans la cavité générale à un des tractus ou cordons du tissu mésenchymateux (*Membranipora pilosa*, *Bugula avicularia*, *B. neritina*) ; il est quelquefois polypidien (Pl. VI, fig. 13, et Pl. VII, fig. 12, *ova*) et dépend alors du revêtement cellulaire externe du polypide (*Bugula avicularia*, *B. turbinata*, *B. calathus*, *Bowerbankia pustulosa*, *Cylindrœcium dilatatum*). La situation de l'ovaire, généralement constante pour la même espèce, est sujette cependant à quelques variations. Nous avons vu pour *Bugula Sabatieri* qu'il pouvait être pariétal, central ou polypidien ; il en est de même pour les différentes Bugules et quelques autres espèces, telles que *Membranipora pilosa* où, dans la variété *tenuis*, il est pariétal, *Bowerbankia pustulosa* où il peut être encore pariétal. Mais, quelle que soit la situation qu'il occupe, l'ovaire se montre toujours en relation avec le tissu mésenchymateux dont il n'est qu'une dépendance.

Considéré dans les stades de son développement voisins de la maturité des ovules, l'ovaire offre une constitution fondamentale subissant peu de variations dans la série des Chéilostomes et des Cténostomes, exception faite toutefois pour *Cylindrœcium dilatatum*. Il est formé d'une membrane cellulaire périphérique, le *follicule* (Pl. IX, fig. 8, *f*), entourant un massif cellulaire dans lequel on peut, histologiquement, distinguer deux sortes d'éléments : 1° des cellules de dimensions très variables, pourvues d'un gros noyau arrondi, à nucléole excentrique renfermant lui-même un nucléolule très apparent ; ce sont les *cellules ovulaires* ou *ovules proprement dits* (Pl. IX, fig. 8, *ovu*); 2° des éléments plus ou moins distincts entre eux, dans lesquels le noyau est représenté par des granulations chromatiques dispersées dans un protoplasme très appauvri, non contenues dans une membrane nucléaire ; parmi ces éléments, on distingue toutes les formes de passage entre eux et les plus petites

cellules ovulaires ; ce sont des ovules en état de dégénérescence ou de régression (Pl. IX, fig. 8, *ovud*).

Le follicule forme un revêtement continu à l'ovaire qui, au niveau de son insertion, se continue sans transition avec le tissu mésenchymateux (Pl. IX, fig. 2, fig. 5 et fig. 8). Sa structure est variable. Sur les coupes transversales, dans les espèces vivipares, il est formé d'éléments cellulaires, aplatis en certains points, cylindriques en d'autres (Pl. IX, fig. 2, *f*), quelquefois renflés et ne différant des cellules ovulaires sous-jacentes que par leurs dimensions plus réduites et leur situation périphérique. Dans les espèces ovipares, il est formé, au contraire, par une fine membrane adhérant aux cellules ovulaires, dans l'épaisseur de laquelle se trouvent des noyaux allongés, aplatis, faisant légèrement hernie à la surface de l'ovaire (Pl. IX, fig. 8, *f*).

Les cellules ovulaires sont toujours disposées de manière que les plus grandes occupent la périphérie de la partie libre de l'ovaire ; les plus petites, au contraire, sont placées au centre si l'ovaire est axial, ou du côté de la face adhésive si l'ovaire est pariétal. Le nombre de ces cellules est en rapport avec le mode de développement des œufs. Les cellules ovulaires sont toujours très nombreuses dans les espèces vivipares, tandis qu'elles ne sont qu'en petit nombre dans les espèces ovipares. Quant à leur structure, elles ne diffèrent pas entre elles, si ce n'est par la richesse en granulations vitellines de leur protoplasme, richesse d'autant plus grande que la cellule est elle-même plus développée.

Les ovules en régression sont toujours placés dans le voisinage immédiat des grandes cellules ovulaires et forment, lorsque leur état de dégénérescence est assez avancé, une sorte de lacune séparant ces dernières des ovules plus petits (Pl. IX, fig. 2 et fig. 8, *ovud*).

L'ovaire de *Cylindræcium dilatatum* présente des caractères bien différents de celui de toutes les autres espèces. Il forme un revêtement externe continu au cæcum du polypide (Pl. VII, fig. 12, *ova* et Pl. IX, fig. 10, *ova*), et se montre essentiellement constitué par des cellules ovulaires ayant à peu près toutes les mêmes dimensions. Elles reposent (Pl. IX, fig. 10 et fig. 11) par une base légèrement rétrécie sur une mince couche mésenchymateuse (*rm*) appartenant à la couche cellulaire externe du cæcum polypidien, et sont séparées à ce niveau et de distance en distance par des ovules en

régression (*ovud*). Leur bord périphérique, arrondi, fait saillie dans la cavité générale dont elles ne sont séparées par aucune membrane folliculaire.

§ 2. — Origine et développement de l'ovaire

Le mode de formation de l'ovaire et son développement ne peuvent être observés que sur les coupes histologiques pratiquées dans les jeunes blastozoïdes ou dans les bryozoïdes dont le polypide est en voie de régénération. Il apparaît, dans la plupart des cas, sous la forme d'un petit massif cellulaire dont les éléments constitutifs proviennent directement, et par simple différenciation, du tissu mésenchymateux. Composé tout d'abord d'un petit nombre de cellules, ce massif prend une importance de plus en plus grande par la différenciation de nouveaux éléments mésenchymateux qui viennent se joindre aux premiers. Ces *cellules ovariennes initiales,* toujours peu nombreuses dans les espèces vivipares, sont, au contraire, en assez grand nombre dans les espèces ovipares où elles peuvent former un massif globuleux comme dans *Alcyonidium cellarioïdes* et *Membranipora pilosa* var. *tenuis,* ou un massif plus ou moins allongé comme dans *M. pilosa* var. *dentata.* Leurs caractères cytologiques permettent de les distinguer facilement du tissu mésenchymateux avec lequel elles sont en relation. Elles possèdent un noyau arrondi, assez grand, dont la chromatine grossièrement granuleuse est distribuée sur les mailles d'un réticulum assez lâche ; le protoplasme se colore plus vivement dans les teintures que celui du tissu mésenchymateux et, comme dans ce dernier, les limites cellulaires sont peu apparentes. Mais ce stade est de courte durée et on ne tarde pas à constater dans le massif ovarien quelques figures cinétiques indiquant une multiplication de ces éléments par voie de division indirecte. Ainsi se forme une génération nouvelle de cellules ovariennes. Il n'existe qu'une seule division pour chaque élément, car bien que dans *Membranipora pilosa* (Pl. IX, fig. 4) et *Alcyonidium cellarioïdes* j'aie souvent constaté des divisions tardives, elles n'intéressaient jamais que des cellules nouvellement différenciées aux dépens du tissu mésenchymateux.

Les cellules de cette deuxième génération grossissent et en même temps leur noyau revêt tous les caractères qu'il présentera plus tard dans les ovules. Le nucléole se dégage progressivement du réseau

caryoplasmique, devient très distinct, et montre un nucléolule non moins apparent. A ce moment-là, tous les éléments ovariens ont à peu près les mêmes dimensions et la même structure ; ce sont tous de jeunes ovules.

Mais, des différenciations surviennent qui permettent de reconnaître bientôt la membrane folliculaire du reste de la masse ovarienne (Pl. IX, fig. 4, *f*). Les éléments périphériques ne se développent pas parallèlement aux éléments profonds qui s'accroissent toujours davantage ; ils ne cessent pas, cependant, de leur former un revêtement continu et, pour la plupart, s'aplatissent à leur surface, tandis que d'autres conservent leur forme. Les noyaux perdent leurs caractères ovulaires dans les cellules aplaties et s'allongent tangentiellement (Pl. IX, fig. 5, *f*). Les cellules centrales, au contraire, se développent sans cesse, deviennent de plus en plus grosses, et leur protoplasme se montre plus riche en granulations vitellines. Toutefois leur accroissement est inégal, et celles qui occupent la périphérie (Pl. IX, fig. 5) acquièrent une prédominance très sensible sur les autres. Ces différences ne font que s'accentuer au fur et à mesure du développement de l'ovaire, et l'on peut remarquer bientôt que les ovules les plus rapprochés des ovules périphériques montrent des signes manifestes de dégénérescence (Pl. IX, fig. 2 et 8, *ovud*). Le noyau ne possède plus de contour net ; sa membrane a disparu ainsi que le nucléole, et la chromatine est dispersée dans un protoplasme très pauvre en granulations vitellines, qui finissent même par faire complètement défaut. Le nombre des ovules dégénérés augmente de plus en plus, et les grandes cellules ovulaires, nourries à leurs dépens, deviennent en retour de plus en plus volumineuses.

Ainsi se développe l'ovaire pariétal et central, aux dépens de quelques cellules parenchymateuses initiales. Mais ce mode de formation n'est pas exact quand il s'agit d'ovaires polypidiens, tels que ceux que l'on rencontre dans les différentes espèces du genre *Bugula*, dans *Bowerbankia pustulosa* et dans *Cylindræcium dilatatum*.

Dans ces espèces, lorsque l'ovaire se développe à la surface du polypide, les cellules initiales se différencient de très bonne heure comme cellules ovulaires (Pl. IX, fig. 1, *ova*), et tandis que dans *Cylindræcium dilatatum* elles restent toujours nues (Pl. VII, fig. 12, et Pl. IX, fig. 10 et 11), dans les autres espèces,

il se développe une membrane folliculaire dont l'origine est bien différente de celle indiquée plus haut. Elle est formée, en effet, par la multiplication des éléments mésenchymateux qui entourent les cellules ovulaires déjà différenciées, et qui, sans passer par la phase ovularienne, recouvrent de proche en proche ces dernières et leur constituent un revêtement périphérique, le follicule.

§ 3. — Historique et discussion

C'est à **Huxley** (56) qu'on rapporte généralement les premières observations relatives à la sexualité des Bryozoaires. Cependant, avant lui, **Nordman** (39) avait reconnu dans *Tendra zostericola* des « cellules » mâles et des « cellules » femelles. Depuis **Grant** (27) jusqu'à **Huxley** (56), tous les auteurs avaient constaté dans certaines espèces la présence d'œufs dans les ovicelles, et ils avaient supposé que c'était à l'intérieur de ces dernières que les œufs prenaient naissance et s'y développaient. **Huxley** établit la sexualité d'une façon définitive en signalant l'existence de spermatozoïdes et d'œufs dans la même loge zoéciale chez *Bugula avicularia*, *B. plumosa*, *B. flabellata* et *Scrupocellaria scruposa*. **Smitt** (65) confirma l'hermaphrodisme de *Scrupocellaria scruposa* et l'indiqua dans *Flustra membranacea*, détruisant ainsi l'opinion exprimée par **Hincks** (61) qui, contrairement aux observations d'**Huxley**, avait affirmé que les œufs prenaient naissance dans les ovicelles, où ils se développaient en larves ciliées et sans fécondation préalable. Depuis, les différents auteurs ont signalé les éléments reproducteurs mâles et femelles tantôt dans des bryozoïdes distincts (unisexualité), tantôt dans le même bryozoïde (hermaphrodisme), et leurs opinions ne varient que sur la genèse ou sur la structure définitive de ces éléments.

En ce qui concerne les éléments femelles, les œufs, **Nitsche** (70), dans *Bicellaria ciliata*, *Bugula flabellata* et *B. plumosa*, leur attribue une origine endocystaire. Leur formation débuterait par un bourgeonnement de l'endocyste, auquel l'ovaire resterait uni par une fine membrane qui l'enveloppe. Cette opinion a été partagée par **Claparède** (71) et par **Salensky** (74), mais ceux-ci ne donnent pas plus de renseignements que **Nitsche** sur l'ovogenèse ou sur la structure de l'ovaire.

Repiachoff (76) a observé l'ovaire de *Lepralia Pallasiana* et de

Tendra zostericola. Il est formé, d'après cet auteur, par un amas de grosses cellules, entouré d'une membrane cellulaire et attaché à l'endocyste, mais dont les connexions avec ce dernier lui ont paru douteuses.

Joliet (77), recherchant le rôle du prétendu système colonial de Müller, constate que les œufs se produisent le plus souvent aux dépens du cordon funiculaire central. Il reconnaît aussi l'existence d'œufs pariétaux dans *Bicellaria ciliata* et *Membranipora membranacea*, et, tout en supposant que ceux-ci ont des rapports d'origine avec le tissu funiculaire, il ne se prononce cependant pas à ce sujet. Pour lui, l'ovaire dérive d'une cellule primitive dans laquelle se creuse une cavité où se trouvent les œufs, dont le nombre est toujours de deux.

Vigelius (82, 83 et 84) décrit l'ovaire de *Flustra membranaceo-truncata* comme se développant aux dépens de la « *Parietalschicht* » de son « *Parenchymgewbe* », sous la forme d'un amas cellulaire dans lequel deux cellules, rarement un plus grand nombre, se différencient des autres qui l'entourent et lui constituent un follicule. De ces deux cellules qui sont les œufs, l'une grossit au détriment de l'autre qu'elle refoule de plus en plus, jusqu'à la faire entrer dans la constitution du follicule. Celui-ci entoure toujours l'œuf, et, par la division de ses éléments, sans doute, peut le suivre dans son accroissement. Le même auteur (86), dans *Bugula calathus*, n'a pas observé les premières phases de l'ovogenèse, mais, autant qu'il a pu en juger, le développement de l'ovaire et des œufs lui a paru s'effectuer d'une manière semblable à celui de *Flustra*. L'ovaire comprend d'abord une, deux, ou un plus grand nombre de cellules ovulaires assez grandes, qui sont entourées bientôt après par des cellules plus petites formant un sac folliculaire. Il remarque aussi que le follicule de *Bugula calathus* diffère de celui de *Flustra membranaceo-truncata* par le nombre plus réduit des cellules constitutives et par leur forme qui est aplatie au lieu d'être cylindrique.

Ostroumoff (86) ne s'occupe pas spécialement de la structure de l'ovaire de *Lepralia Pallasiana*, et lui attribue seulement une origine mésodermique.

Prouho (92), à propos de l'ovaire d'*Alcyonidium albidum*, s'exprime ainsi (p. 574-575) : « L'ovaire se développe sur le funicule... Il apparaît sous forme d'un petit amas cellulaire dont les cellules sont d'abord toutes semblables. Bientôt les cellules centrales de

l'amas se différencient en ovules, tandis que les cellules périphériques, conservant le caractère de cellules mésodermiques indifférentes, forment l'enveloppe de l'ovaire. »

Les divergences que l'on peut relever dans ces diverses opinions ont trait à l'origine même de l'ovaire, et à son mode de développement.

Smitt, **Nitsche**, **Claparède** et **Salensky** font dériver l'ovaire de l'endocyste. Pour **Joliet**, **Vigelius**, **Ostroumoff** et **Prouho**, il dérive, au contraire, de l'endosarque, ou du tissu parenchymateux, ou du mésoderme ou encore du funicule, suivant les dénominations employées par ces différents auteurs pour désigner une partie ou la totalité d'un même tissu auquel j'ai donné le nom de tissu mésenchymateux. Il ne saurait y avoir de discussion à cet égard, après ce que j'ai dit de l'origine des cellules ovariennes initiales. L'ovaire se développe dans tous les cas aux dépens du tissu mésenchymateux, indépendamment de l'endocyste ou épiderme, qui est toujours bien distinct de la masse ovarienne (Pl. IX, fig. 2, 4, 5 et 8, *ep*).

Quant au mode de développement des différentes parties de l'ovaire, sur lequel nous ne possédons que les observations, très succinctes d'ailleurs, de **Vigelius** et de **Prouho**, — car je ne retiens pas celles de **Joliet**, — je crois que quelques-unes des phases ont échappé à la sagacité de ces deux observateurs. Et d'abord, ils ne mentionnent pas la division des cellules ovariennes initiales, qui fait défaut, il est vrai, dans la formation des ovaires polypidiens, mais qui est constante partout ailleurs. De plus, la phase ovulaire par laquelle passent tous les éléments ovariens a été encore méconnue de ces auteurs. Elle existe cependant, et c'est grâce à elle que s'explique la présence de cellules ovulaires dans la constitution du follicule de certains ovaires très avancés dans leur développement. On retrouve de semblables ovules folliculaires dans la figure 1 (Pl. VI) donnée par **Repiachoff** (76) de l'ovaire de *Lepralia Pallasiana*, et j'aurais pu en représenter moi-même dans plusieurs espèces.

§ 4. — Conclusions

Des différents faits que je viens d'exposer, il résulte que l'ovaire qui, par sa situation dans le bryozoïde, peut être pariétal, central ou polypidien, possède, chez les Chéilostomes et les Cténostomes,

une structure invariable, sauf dans *Cylindrœcum dilatatum*. Il est constitué par de grosses cellules ovulaires, au nombre d'une, de deux, et rarement davantage dans les espèces vivipares, mais beaucoup plus nombreuses dans les espèces ovipares, à côté desquelles se trouvent des ovules plus petits et pour la plupart en état de régression : le tout est entouré d'une membrane folliculaire qui fait défaut dans l'ovaire de *Cylindrœcium dilatatum*.

Quelle que soit la situation qu'il occupe, l'ovaire se forme toujours aux dépens du tissu mésenchymateux. Son développement débute par la différenciation d'un certain nombre d'éléments mésenchymateux qui, après s'être divisés une seule fois, revêtent, tous, le caractère ovulaire. Les ovules périphériques constituent la membrane folliculaire, soit qu'ils perdent tous leur forme ovulaire, soit que celle-ci persiste dans quelques-uns d'entre eux. Parmi les autres ovules, les uns parviennent à la maturité en s'accroissant aux dépens des autres dont ils occasionnent la régression.

II.— Spermatogenèse

Je ne ferai pas une étude très approfondie de la spermatogenèse dans les différentes espèces que j'ai observées. Tel n'est pas mon but. Mais il n'existe encore, dans la littérature des Bryozoaires Ectoproctes marins, aucun renseignement sur le mode de développement des spermatozoïdes, et mon intention est de combler, au moins en partie, cette lacune. Je ne m'arrêterai donc pas aux phénomènes cytologiques les plus intimes, dont l'observation présente de grandes difficultés, à cause même des dimensions très réduites des éléments ; je me bornerai à décrire les modifications principales que subit la cellule spermatoblastique initiale pour se transformer en un amas de spermatozoïdes que, depuis **Huxley**, tous les auteurs ont signalé dans les loges zoéciales. Et encore ne pourrais-je le faire dans toutes les espèces ; car il en est un certain nombre qui, récoltées en dehors du moment de la reproduction, étaient dépourvues de tout élément sexuel mâle. Je ne le ferai pas non plus, pour chacune des vingt-trois espèces suivantes, dans lesquelles j'ai observé la genèse des spermatozoïdes : *Aetea anguina*, *Eucratea Lafontii*, *Bugula Sabatieri*, *B. avicularia*, *B. turbinata*, *B. calathus*,

B. neritina, *Cellaria salicornioïdes*, *C. fistulosa*, *Flustra securifrons*, *Membranipora pilosa*, *M. Flemingii*, *Microporella ciliata*, *Schizoporella auriculata*, *S. unicornis*, *Lepralia Pallasiana*, *Umbonula verrucosa*, *Cellepora avicularis*. *C. pumicosa*, *Bowerbankia pustulosa*, *Alcyonidium cellarioïdes*, *Crisia denticulata* et *Tubulipora flabellaris ;* les phénomènes s'y accomplissent avec la même succession et les mêmes caractères, et ce serait s'exposer à des répétitions inutiles que d'agir autrement. Je m'attacherai à compléter en partie la description que j'ai déjà donnée de la spermatogenèse dans *Bugula Sabatieri*, par les résultats que m'a fournis l'étude du développement des spermatozoïdes dans *Lepralia Pallasiana*, espèce qui, possédant des éléments sexuels moins réduits que chez les autres Ectoproctes, constitue un excellent sujet d'étude. Cela fait, j'indiquerai très brièvement les quelques particularités que j'ai rencontrées dans les autres espèces.

§ 1. — Technique

La méthode des coupes est encore celle qui m'a fourni les meilleurs résultats. J'ai fait usage de la plupart des réactifs indiqués par les auteurs qui se sont occupés de la spermatogenèse dans d'autres groupes, et, après un nombre convenable d'essais, j'ai éliminé de ma technique tous les fixateurs à base d'acide osmique pour n'utiliser que les composés chromiques ou picriques.

Les liqueurs chromo-chlorhydrique et picro-chlorhydrique, suivant les formules déjà indiquées au début de ce travail (p. 15), m'ont donné d'excellentes préparations, employées avec des teintures variées, safranine, carmin borate, hématoxyline, etc. Dans cet ordre d'observations je n'ai pas abandonné le liquide de Roule auquel je n'ai substitué les autres réactifs que pour la démonstration des figures nucléaires.

J'ai mis en usage, aussi, les observations sur le vivant qui, à certains égards, présentent de réels avantages sur la méthode des coupes par laquelle les éléments sont toujours plus ou moins altérés dans leur forme, par les nombreuses opérations que les pièces doivent subir avant d'être examinées. Mais il est indispensable de dissocier les bryozoïdes, afin de mettre en liberté les éléments sexuels, et alors des altérations d'un autre ordre se produisent, qui entraînent des résultats erronés, si on ne les soumet au contrôle

plus scrupuleux de l'observation sur les coupes. Ces deux méthodes se complètent donc l'une l'autre, et ce n'est que dans cet esprit que j'ai pratiqué les observations sur le vivant.

§ 2. — Développement des spermatoblastes

Dans les espèces transparentes et sur des colonies fraîches (Pl. VI, fig. 7, *sp*), ou sur des préparations en masse d'espèces calcaires décalcifiées (Pl. VI, fig. 1, *sp*), ou mieux encore, sur les coupes histologiques, on constate l'existence dans la cavité générale des bryozoïdes en voie de reproduction sexuée, d'un nombre plus ou moins grand de petites masses arrondies à saillies périphériques, mûriformes, libres ou bien retenues dans les mailles du plexus mésenchymateux. Ce sont des amas de *spermatoblastes* à différents états de développement. Quelques-unes de ces petites masses sont pourvues à leur périphérie d'un grand nombre de prolongements filiformes disposés radialement. Sur le vivant, ces prolongements s'agitent à la manière de fouets vibratiles, et chacun d'eux se dégage finalement de la masse commune pour se déplacer librement au sein du liquide de la cavité générale ; ce sont les *spermatozoïdes*.

Sur les coupes, les morules spermatoblastiques se montrent constituées par une masse de protoplasme, limitée par une membrane dont la périphérie est occupée par un certain nombre de noyaux, à chacun desquels correspond un soulèvement de la membrane donnant à l'ensemble l'aspect mûriforme que je lui déjà attribué.

Lorsque, dans une même espèce, on vient à comparer les dimensions des noyaux appartenant aux diverses masses spermatoblastiques, on remarque qu'elles varient légèrement autour de trois tailles principales : les uns sont grands (6 μ à 7 μ 5) ; d'autres, moyens (4 μ 5 à 5 μ) ; d'autres, petits (3 μ à 3 μ 5). Ces trois tailles correspondent à trois générations différentes de spermatoblastes, auxquelles je donnerai les noms de *protospermatoblastes* aux plus grands, de *deutospermatoblastes* aux moyens et de *tritospermatoblastes* aux plus petits, pour employer une terminologie adoptée par **Sabatier** (93-96).

Ne m'occupant plus, maintenant, que de la *Lepralia Pallasiana*, on distingue facilement ces trois générations dans la figure 12 (Pl. VIII), qui représente une portion de coupe sagittale et latérale voi-

sine de la paroi dorsale d'un bryozoïde de cette espèce. Si l'on recherche l'origine de chacune de ces morules, on ne tarde pas, par l'examen comparé de coupes pratiquées dans des bryozoïdes jeunes ou dans des bryozoïdes adultes renfermant un jeune polypide, à se convaincre qu'il existe une filiation entre ces trois générations et qu'elles dérivent successivement d'une cellule primitive, la *cellule spermatoblastique initiale*. Celle-ci, par des divisions successives du noyau, auxquelles le protoplasme ne prend pas part, produit une première génération de noyaux, les *protospermatoblastes*. Ces derniers se divisent à leur tour et fournissent une deuxième génération, les *deutospermatoblastes*. Enfin, ceux-ci se divisent encore et donnent la troisième génération, les *tritospermatoblastes*, qui, par des différenciations ultérieures, se transforment en *spermatozoïdes*.

La cellule spermatoblastique initiale dérive directement de la différenciation d'un élément mésenchymateux appartenant au réseau pariétal. Elle conserve, tout d'abord, ses relations avec ce dernier et grossit beaucoup. Son noyau s'accroît, devient arrondi et se montre constitué par des granulations chromatiques très fines qui, distribuées également et d'une manière très dense dans tout le noyau, donnent à ce dernier une très grande réfringence et un aspect presque homogène, comme si la chromatine se trouvait dissoute dans le caryoplasme. Ce noyau fournit, par des divisions successives, un nombre variable de noyaux-filles situés au sein du protoplasme de la cellule primitive et dont la forme et les rapports réciproques sont assez particuliers (Pl. IX, fig. 14, 15 et 16); ils sont polyédriques et se montrent distribués sur les coupes suivant des plans de clivage.

Je n'ai pas observé le processus par lequel s'opère la division du noyau dans la formation de ces amas ; mais, leur aspect clivé et leur structure très finement granuleuse m'ont fait supposer que leur multiplication devait s'effectuer par un procédé analogue à celui décrit par **Sabatier** (93) sous le nom de *Division directe par voie de pulvérisation nucléinienne*, à propos du mode de division des noyaux du blastème testiculaire des Crustacés Décapodes.

Ces divisions prennent fin à un moment donné et la cellule initiale se trouve transformée en un amas de noyaux séparés les uns des autres par des zones étroites de protoplasme. Celui-ci s'accroît alors très rapidement, de manière que les noyaux peuvent s'éloigner de plus en plus les uns des autres. Ils perdent leur forme

polyédrique en même temps que leur aspect clivé, s'arrondissent et se portent vers la périphérie de la masse protoplasmique, dont ils soulèvent la membrane progressivement jusqu'à faire fortement saillie à l'extérieur et former une sorte de grappe dont les grains sont brièvement pédiculés (Pl. IX, fig. 17). La structure du contenu nucléaire se modifie pendant ce déplacement centrifuge. L'homogénéité et la réfringence que présentaient les noyaux pendant la période de leur division disparaissent, et la chromatine, moins finement et moins régulièrement granuleuse, se dispose sur les mailles d'un réticulum assez serré. Ainsi se constitue une première génération de noyaux aux dépens du noyau de la cellule initiale, baignant dans une masse protoplasmique commune, le protoplasme fortement accru de la cellule initiale, qu'entoure encore la membrane de cette dernière. Ces noyaux sont dépourvus de toute couche deprotoplasme propre et, si je les désigne sous le nom de *protospermatoblastes*, ce n'est que pour indiquer qu'ils représentent la génération cellulaire à laquelle **Sabatier** a donné le nom de *spermatoblastes de première génération* ou *protospermatoblastes* dans les Crustacés Décapodes et les Sélaciens : mais ils en diffèrent en ce que ceux-ci possèdent déjà, à ce stade, un corps protoplasmique individuel.

Cet amas protospermatoblastique, une fois parvenu à cet état, devient indépendant du tissu mésenchymateux et peut tomber dans le liquide de la cavité générale ou bien encore être retenu contre les parois du bryozoïde par les mailles du plexus. Les saillies périphériques deviennent de moins en moins proéminentes, leur pédicule se réduit et la forme morulaire du massif (Pl. IX, fig. 18) succède à la forme en grappe. Dans chacun des noyaux, la chromatine prend des aspects variés, constituant autant de phases précédant la division cynétique, mais dont je n'ai pas recherché la succession. La figure 19 (Pl. IX) représente une coupe, en partie tangentielle, de deux amas protospermatoblastiques dans laquelle ces dispositions nucléaires ont été dessinées avec le plus de fidélité possible. Quelques-uns des noyaux sont en voie de division et l'on y distingue facilement le fuseau achromatique reliant les plaques chromatiques

Chacun des noyaux protospermatoblastiques se divise, en effet, en deux noyaux-filles, et l'ensemble de ces derniers constitue une deuxième génération nucléaire, mais non cellulaire, à laquelle je

donnerai le nom de *deutospermatoblastes* pour les mêmes motifs que précédemment. La figure 20 (Pl. IX) représente la coupe d'un massif deutospermatoblastique de formation récente ; dans certains noyaux (*a*), la chromatine grossièrement granuleuse est condensée en un grumeau central, et cette phase nucléaire me paraît suivre immédiatement la cinèse ; dans d'autres (*b*), au contraire, un réticulum granuleux occupe toute la cavité nucléaire, et, entre ceux-ci et les précédents, on peut découvrir sur la même figure toute une série de formes intermédiaires, dans laquelle la chromatine est plus ou moins dispersée dans le caryoplasme. La figure 21 (Pl. IX) se rapporte encore à un amas deutospermatoblastique un peu plus âgé que celui de la figure 20, dans lequel un certain nombre de noyaux sont en cinèse ; ceux-ci sont encore plus nombreux dans le massif représenté par la figure 22 (Pl. IX), où l'on peut voir déjà des divisions complètement effectuées de noyaux deutospermatoblastiques, chacun en deux noyaux-filles, qui constitueront une troisième génération nucléaire, celle correspondant aux *tritospermatoblastes* des Crustacés Décapodes et des Sélaciens. Enfin, la figure 23 (Pl. IX) montre la coupe d'un massif tritospermatoblastique, immédiatement après sa différenciation, et, bien que les phénomènes de division se produisent à peu près en même temps dans les différents noyaux de deuxième génération, il n'y a cependant pas simultanéité absolue, ainsi qu'on peut le remarquer dans la figure 22 ; c'est ce qui explique la différence de structure que présentent les tritospermatoblastes de la figure 23 et que l'on constate aussi dans ceux de la figure 24 déjà un peu plus âgés

§ 3. — Formation et structure des spermatozoïdes

Une fois les noyaux de troisième génération formés, ils se disposent à la périphérie de la masse commune de protoplasme, et leur chromatine devient de plus en plus finement granuleuse. Ils prennent alors un aspect de plus en plus homogène et deviennent graduellement plus réfringents au fur et à mesure de la pulvérisation de la chromatine. Mais, pendant que ces changements surviennent dans les noyaux, on voit se différencier à la périphérie une zone claire, homogène, d'abord très mince, qui s'accroît légèrement de manière à devenir bien distincte du noyau et du protoplasme commun.

Elle s'accroît surtout du côté externe du noyau où elle forme une saillie conique s'élevant à la surface du protoplasme commun dont la membrane limitante a disparu. Cette zone, sur l'origine et le mode de formation de laquelle je n'ai aucun renseignement, correspond au corps protoplasmique qu'acquièrent les noyaux-germes dans la spermatogenèse des Crustacés Décapodes et des Sélaciens, et que **Sabatier** (93, p. 118) considère « comme sécrétée par le noyau autour du noyau ».

D'abord essentiellement hyaline, et, par suite, très distincte du protoplasme commun, cette zone périnucléaire ne tarde pas à montrer quelques fines granulations contribuant à former un réseau granuleux dont les mailles deviennent de plus en plus serrées.

Les dispositions précédentes sont indiquées dans la figure 25 (Pl. IX). Dans la partie supérieure de cette figure, qui correspond à la paroi du bryozoïde contre laquelle la morule spermatoblastique était située, les tritospermatoblastes — et maintenant ils méritent bien cette dénomination — dont le noyau présente une grande réfringence et une grande homogénéité, se montrent pourvus d'une couche très mince de protoplasme propre (*a*) entourant complètement le noyau (*n*). Dans la partie inférieure de cette même figure, la zone protoplasmique a pris un développement plus important du côté extérieur du massif et forme une saillie conique, légèrement étirée dans quelques-uns des éléments ; le noyau y présente, lui aussi, des caractères différents, et il semble que le contenu nucléaire soit divisé en deux parties nettement distinctes : une portion fortement colorée (*n'*) très réfringente occupant le pôle opposé à la saillie protoplasmique, et une portion claire (*n''*) à peu près incolore, située du côté de cette dernière. Ce sont les premières différenciations que l'on observe dans la structure des tritospermatoblastes en vue de leur transformation en spermatozoïdes.

Dans la suite du développement, on constate un allongement de plus en plus grand du tritospermatoblaste jusqu'à devenir presque filiforme. Mais de nombreuses modifications se produisent, intéressant à la fois le noyau et le protoplasme.

Observées à l'aide de forts grossissements, les deux parties du noyau ne possèdent pas une structure aussi homogène qu'on le suppose tout d'abord, et dans l'une comme dans l'autre, on peut reconnaître une structure vésiculeuse. Mais, tandis que la partie supérieure est formée de vésicules fortement réfringentes et se colorant vive-

ment dans le sdiverses teintures, la partie inférieure, au contraire, ne comprend que des vésicules dont le contour est seulement rendu distinct par une très légère coloration prise par les mailles qui les délimitent (Pl. IX, fig. 20). Aux stades les plus avancés, tels que ceux représentés par les figures 27 à 30 (Pl. IX), le noyau prend une forme de plus en plus allongée et les vésicules qui composent son contenu ne conservent pas leur groupement primitif. Celles qui sont vivement colorées deviennent un peu plus centrales et se montrent, petit à petit, complètement entourées par les vésicules claires (fig. 28) ; elles suivent l'allongement du noyau, se divisent et forment une traînée rectiligne axiale, dans laquelle leurs dimensions diminuent graduellement vers l'extrémité supérieure (fig. 29). Dans l'état représenté par la figure 30, ces dispositions sont encore les mêmes, mais avec des caractères plus accentués; les vésicules colorées se sont encore multipliées et, devenues de plus en plus petites et de plus en plus étroitement serrées les unes contre les autres elles se confondent finalement en une sorte de tige effilée à ses deux extrémités (fig. 31). Les vésicules claires, de moins en moins distinctes, s'aplatissent contre les vésicules colorées qu'elles ne cessent pas d'entourer, et, au moment de la maturité du spermatozoïde (fig. 31), elles forment à la tige colorée axiale une gaine hyaline très mince que l'on ne distingue qu'avec beaucoup d'attention.

La tige colorée centrale et la gaine hyaline périphérique, en lesquelles le noyau du tritospermatoblaste s'est transformé, constituent la tête du spermatozoïde.

Quant à la couche de protoplasme propre, développée autour de chacun des noyaux du massif *tritospermatoblastique*, et que nous avons vue former une saillie conique à la surface du protoplasme commun, elle s'allonge beaucoup plus grandement encore que le noyau. Cette zone protoplasmique semble glisser sur les faces latérales du noyau, de telle sorte que celui-ci devient complètement apical, tandis que la saillie protoplasmique s'accroît davantage à l'extrémité opposée. Elle se porte de plus en plus vers cette région, s'effile et forme la queue du spermatozoïde. Pendant que ces processus s'accomplissent, on remarque bientôt après que le protoplasme propre a acquis sa structure réticulée, l'existence d'une série linéaire de très fines granulations prenant bien les colorants et occupant l'axe du prolongement (fig. 25 et 26, *b*), et

de chaque côté de laquelle se disposent les mailles du réseau protoplasmique. Cette traînée granuleuse, dont l'importance s'accroît au fur et à mesure de l'allongement, paraît être essentiellement constituée par la concentration des mailles du réticulum protoplasmique ; c'est elle qui constitue uniquement le filament caudal du spermatozoïde.

Les modifications que nous venons de voir s'effectuer dans la structure du tritospermatoblaste pour se transformer en spermatozoïde, s'accomplissent à peu près en même temps dans les différents tristospermatoblastes d'un même massif.

Il en résulte qu'au moment de leur maturité, les spermatozoïdes se trouvent tous engagés par leur extrémité céphalique dans la masse du protoplasme commun, et que, seuls, les filaments caudaux sont libres, donnant à l'ensemble l'aspect représenté en *spo* sur la figure 12 (Pl. IX). Sur le vivant, les filaments caudaux s'agitent assez vivement dans le milieu ambiant, déplaçant le massif tout entier. Les spermatozoïdes ne tardent pas alors à se dégager du protoplasme commun pour se mouvoir librement dans le liquide de la cavité générale.

Une fois les spermatozoïdes en liberté, il ne reste plus de la cellule initiale primitive que le protoplasme dans lequel se sont accomplis tous les changements dont le résultat final a été la production d'un nombre relativement très grand de spermatozoïdes aux dépens du noyau de cette cellule. Ce protoplasme, auquel **Sabatier** a donné le nom de *protoplasme caduc*, est abandonné dans la cavité générale. Il forme un globule sphérique qui se recouvre d'une membrane assez évidente, dans lequel le réseau protoplasmique et le petit nombre de granulations qui le constituent disparaissent graduellement. Son contenu devient homogène et se colore vivement dans les diverses teintures ; on ne distingue dans son intérieur qu'un petit nombre de granulations plus fortement colorées qui donnent à ces globules tout l'aspect des corpuscules de rebut, que j'ai signalés dans l'histolyse larvaire de la *Bugula Sabatieri* (p. 121). Ce sont des globules de dégénérescence (Pl. IX, fig. 12, *cr*).

En résumant les observations précédentes sur l'origine et le mode de développement des spermatozoïdes dans *Lepralia Pallasiana*, on voit que chacune des morules spermatoblastiques de la cavité générale d'un bryozoïde en voie de reproduction sexuée, ne repré-

sente qu'un des stades de la différenciation d'une cellule mésenchymateuse pariétale, primitive. Par des divisions successives de son noyau, cette cellule initiale est transformée en une cellule renfermant une première génération d'éléments nucléaires ou noyaux protospermatoblastiques qui, par deux nouvelles divisions séparées l'une de l'autre par une phase de repos, forment successivement deux nouvelles générations, une génération de noyaux deutospermatoblastiques et une génération de noyaux tritospermatoblastiques. Chaque noyau tritospermatoblastique, par les transformations duquel se développe un spermatozoïde, s'entoure d'un corps protoplasmique propre qu'il sécrète (suivant l'opinion de **Sabatier**), et, tandis que le noyau proprement dit produit par ses différenciations ultérieures la tête du spermatozoïde, le protoplasme propre en constitue le filament caudal.

En conséquence, les différents spermatozoïdes issus d'une même morule ciliée dérivent tous de la cellule mésenchymateuse primitive, et le noyau seul de cette dernière est utilisé dans la constitution des spermatozoïdes. Son protoplasme, qui s'est appauvri au cours de la genèse, n'est pas utilisé et il en est de même de la membrane limitante qui est résorbée ; ce protoplasme caduc se transforme finalement en un corpuscule de rebut.

L'étude de la spermatogenèse de *Bugula Sabatieri* nous a conduits aux mêmes résultats, et, d'après l'examen des masses spermatoblastiques que j'ai rencontrées dans les autres espèces, je crois pouvoir conclure que les phénomènes spermatogénétiques s'accomplissent de la même manière dans toute la série des Ectoproctes marins. Cependant, en ce qui concerne les Cyclostomes, je n'ai pu observer dans les jeunes échantillons que j'ai examinés, que des morules spermatoblastiques d'une même génération, celle des protospermatoblastes. Il ne me paraît pas douteux, toutefois, que les mêmes générations ne s'y succèdent comme dans tous les autres Ectoproctes et que la formation du spermatozoïde n'y présente les mêmes caractères.

La *Membranipora pilosa* offre une particularité assez intéressante quant au mode de dégagement des spermatozoïdes du protoplasme caduc, particularité que l'on ne peut constater, d'ailleurs, que sur le vivant et sans l'emploi d'aucun réactif, car elle est supprimée dans d'autres conditions. Lorsqu'on observe un bryozoïde de *Membranipora pilosa* en voie de reproduction, on remarque

dans la cavité générale, l'existence de nombreux spermatozoïdes s'agitant dans le liquide nourricier ambiant et ne différant pas des spermatozoïdes des autres espèces ; on y remarque encore des éléments d'une épaisseur plus grande que les spermatozoïdes, composés d'une portion antérieure effilée et très réfringente, d'une partie moyenne, striée longitudinalement, et d'une partie terminale ou postérieure composée de plusieurs filaments distincts. Si l'on suit l'évolution de ces éléments, on les voit se décomposer rapidement, et après d'assez violentes secousses, en un certain nombre de spermatozoïdes identiques aux précédents. Par la coloration au vert de méthyle ou au carmin de Schneider, on active la désagrégation de ce faisceau spermatique (Pl. IX, fig. 33, *a*, *b*, *c*) et l'on reconnaît que la région antérieure, réfringente, est formée par la tête des spermatozoïdes, tandis que les régions moyenne et terminale sont formées par les filaments caudaux.

J'ai essayé de découvrir la cause de l'existence, dans *Membranipora pilosa*, de spermatozoïdes libres et de spermatozoïdes fasciculés ; mais, par suite de l'action désagrégeante des réactifs fixateurs, il m'a été impossible de retrouver ces dispositions sur les coupes, et, par conséquent, d'en suivre la genèse. Cependant, il me paraît bien évident que l'unique cause de la disposition fasciculée des spermatozoïdes réside dans le groupement très serré des morules spermatoblastiques. Dans cette espèce, en effet, la plus grande partie de la surface pariétale de la cavité générale est recouverte par ces morules, disposées même sur plusieurs plans et étroitement placées les unes contre les autres. (Pl. VI, fig. 7). Or, les morules qui sont superficielles produisent toujours des spermatozoïdes libres et non fasciculés ; au contraire, les morules profondes se montrent toujours pourvues de spermatozoïdes fasciculés. C'est ce que l'on constate sur le vivant. D'autre part, sur les coupes, on remarque une orientation des saillies protoplasmiques des tritospermatoblastes vers la portion libre de la surface morulaire (Pl. IX, fig. 13, *spo*). A ce niveau, il s'opère un groupement très dense des noyaux tritospermatoblastiques, auquel correspond, sans aucun doute, un groupement analogue des prolongements protoplasmiques. Les spermatozoïdes se développent ainsi par groupes correspondant aux espaces intermorulaires et se dégagent du protoplasme caduc, accolés les uns aux autres, pour ne prendre leur liberté individuelle que dans la cavité générale.

A propos de *Bugula Sabatieri*, j'ai figuré (Pl. III, fig. 28) quatre spermatozoïdes réunis entre eux par leur extrémité céphalique, et je suppose que ce groupement partiel est dû à la même cause qui occasionne l'émisssion des faisceaux de spermatozoïdes dans *Membranipora pilosa*.

§ 4. — Origine des cellules spermatoblastiques initiales

Nous avons vu que dans *Bugula Sabatieri* (p. 81) les cellules spermatoblastiques initiales étaient produites par les tractus funiculaires de la région inférieure du bryozoïde, desquels elles se dégageaient sous la forme mésenchymateuse, à deux prolongements, pour ne revêtir la forme arrondie que dans la cavité générale où elles sont libres. Il en est de même dans les autres espèces du genre *Bugula* et dans *Bowerbankia pustulosa*. Chez *Lepralia Pallasiana* et et dans toutes les autres espèces observées, ce sont des éléments mésenchymateux appartenant au réseau pariétal qui se différencient sur place en cellules spermatoblastiques initiales, et ce n'est que plus tard que ces dernières deviennent libres.

Il résulte donc que les spermatoblastes, comme les ovaires, sont des dérivés ou du tissu funiculaire ou du tissu mésenchymateux pariétal ; ce qui indique une parenté nouvelle entre ces deux tissus.

§ 5. — Historique

Les renseignements fournis par les différents auteurs sur la spermatogenèse des Bryozoaires Ectoproctes marins, se réduisent à de simples constatations de l'existence des spermatozoïdes dans la cavité générale des bryozoïdes. Il n'est qu'un petit nombre de ces auteurs qui aient indiqué l'origine funiculaire ou mésodermique des cellules-mères (**Joliet**, **Vigelius**, **Ostroumoff** et **Prouho**) ; mais aucun d'eux ne donne la moindre observation sur le mode de développement des spermatozoïdes.

Cependant, **Joliet** (77) suppose que, dans chaque cellule-mère, il se forme un ou deux zoospermes et rapproche la formation des spermatozoïdes de celle des œufs. Enfin, **Smitt** (65) et **Repiachoff** (76), le premier dans la *Flustra membranacea* et le second dans *Lepralia Pallasiana*, ont signalé l'existence des faisceaux

spermatiques sans, toutefois, reconnaître que ces éléments étaient formés par l'agrégation de plusieurs spermatozoïdes.

Je n'entrerai pas dans un exposé des opinions qui ont été émises sur le mode de formation des spermatozoïdes, soit dans les autres groupes de Bryozoaires, soit dans les autres classes d'animaux. Elles sont trop variées et pour la plupart trop discutées pour que je puisse les rapprocher des observations personnelles que je viens de présenter. Cependant, je reconnaîtrai qu'il existe un certain nombre de points communs entre le mode de développement des spermatozoïdes tel qu'il a été décrit par **Sabatier** chez les Crustacés Décapodes (93) et chez les Poissons Sélaciens (96), et celui que j'ai constaté dans les Bryozoaires Ectoproctes marins. La seule différence un peu importante que l'on puisse signaler consiste dans l'apparition tardive d'un corps protoplasmique propre aux noyaux spermatoblastiques. Car, tandis que chez les Crustacés Décapodes et chez les Poissons Sélaciens, les noyaux de première génération s'entourent déjà d'une zone de protoplasme propre, dans les Bryozoaires marins, au contraire, cette couche protoplasmique ne se forme qu'avec les noyaux de troisième génération. Mais, ce stade franchi, l'évolution ultérieure des tritospermatoblastes m'a paru s'effectuer suivant des processus identiques, et, admettant que le corps protoplasmique du tritospermatoblaste est une production du noyau, je suis obligé de reconnaître avec **Sabatier** que le spermatozoïde est une formation essentiellement nucléaire.

On distingue habituellement dans un spermatozoïde trois parties principales : un segment céphalique, un segment intermédiaire, et un segment caudal. Je n'ai jamais observé, chez les Bryozoaires marins, que le segment céphalique et le segment caudal, et il faut croire que le segment intermédiaire est confondu avec le filament caudal.

§ 6. — Conclusions

Les observations précédentes sur la spermatogenèse dans les Bryozoaires Ectoproctes marins, conduisent aux conclusions suivantes :

1° Le *spermatozoïde* parvenu à son état de maturité ne comprend que deux parties : un *segment céphalique*, formé d'une tige

centrale effilée et d'une gaine périphérique très mince, et un *segment caudal* formé par un filament simple;

2° Les spermatozoïdes tirent leur origine d'éléments mésenchymateux appartenant, suivant les espèces, au tissu funiculaire ou au réseau mésenchymateux pariétal, lesquels perdent leurs prolongements et se différencient en *cellules spermatoblastiques initiales;*

3° Chaque cellule initiale produit plusieurs spermatozoïdes, et les modifications qu'elle subit dans ce but n'intéressent que le noyau. Celui-ci se divise un certain nombre de fois, sans que le protoplasme participe à ces divisions. Il se constitue ainsi trois générations successives de noyaux qui restent toujours inclus dans la cellule initiale: une *première génération*, celle des *noyaux protospermatoblastiques*, une *deuxième génération*, celle des *noyaux deutospermatoblastiques* et une *troisième génération*, celle des *noyaux tritospermatoblastiques*. Cette dernière génération étant constituée, chacun des noyaux dont elle est composée s'entoure d'une mince couche de protoplasme propre tirant son origine d'une exsudation nucléaire sans doute, indépendante, par conséquent, du protoplasme de la cellule initiale, et aux dépens de laquelle se différencie le segment caudal, tandis que le noyau forme, à lui seul, le segment céphalique.

III. — Fécondation

§ 1er. — Autofécondation

J'ai déjà dit (p. 292) qu'à l'exception de *Cylindrœcium dilatatum*, toutes les espèces étudiées sont hermaphrodites, et que, si dans la plupart la protandrie est de règle, la maturité sexuelle m'a paru être commune dans *Bugula Sabatieri*, *B. avicularia*, *B. turbinata*, *B. calathus*, *B. neritina*, *Aetea anguina*, *Membranipora pilosa* et *Alcyonidium cellarioïdes*.

Il est évident, *a priori*, que pour ces dernières espèces, la fécondation s'opère entre éléments sexuels d'un même bryozoïde et dans la cavité générale de ce dernier. Il y a *autofécondation*. De même, pour *Cylindrœcium dilatatum*, il n'est pas douteux, bien que je n'aie pu observer de bryozoïde pourvu de spermatozoïdes, que la fécondation ait lieu dans la cavité générale du bryozoïde ovifère, puisque, suivant **Prouho** (92), le développement des œufs s'effectue au

sein de cette dernière. Mais, jusqu'à ce que l'unisexualité de cette espèce soit bien reconnue, je n'admettrai pas la possibilité d'une fécondation croisée.

Quant aux autres espèces, de beaucoup les plus nombreuses, il reste à établir en quel endroit de la colonie s'opère la fécondation et quelle est l'origine des spermatozoïdes exerçant cette fécondation. En un mot, la fécondation croisée existe-t-elle dans ces espèces, ou bien y a-t-il encore autofécondation ?

Il est difficile de faire, à ce sujet, des observations directes sur le vivant ; car, de toutes les espèces où la protandrie m'a été révélée par l'examen des coupes, il n'en est qu'une de transparente (*Bowerbankia pustulosa*), et par suite, la question elle-même devient difficile à résoudre.

Cependant, quand on compare le contenu sexuel des bryozoïdes d'une même colonie, on ne manque pas d'être frappé par les constatations suivantes. Certains bryozoïdes renferment à la fois un ovaire jeune et des spermatozoïdes mûrs ; d'autres ne montrent qu'un ovaire un peu plus développé et pas de spermatozoïdes ; enfin, quelques autres possèdent simultanément des spermatozoïdes et deux ovaires d'âge différent. De ceux-ci, l'un présente un grand développement et renferme au moins un ovule apte à subir la fécondation, ainsi qu'on peut en juger par son protoplasme qui est bourré de granulations vitellines, et par son noyau où nucléole et nucléolule ont disparu, tout autant de caractères indiquant la maturité de l'ovule. L'autre, au contraire, est beaucoup moins développé et paraît être de formation toute récente.

Sans contredit, si on n'analysait pas scrupuleusement de semblables observations, on serait porté à croire — et c'est là une erreur qui a été commise par beaucoup d'auteurs — que, dans la même colonie, il existe des individus hermaphrodites, les uns à maturité sexuelle commune, les autres protandres ou protogynes, en même temps que des individus unisexués femelles. Mais, si l'on remarque qu'il n'existe pas un seul bryozoïde pourvu uniquement de spermatozoïdes, et que toujours il y a coexistence de ces derniers avec des ovules plus ou moins développés, on est contraint d'abandonner une telle opinion.

D'autre part, si parmi ces bryozoïdes, on recherche la situation qu'ils occupent dans la colonie, on constate que ceux renfermant à la fois des spermatozoïdes et un ovaire jeune, sont des blastozoïdes

nouvellement formés, tandis que ceux renfermant un ovaire seulement sont un peu plus âgés, mais moins toutefois que les bryozoïdes qui possèdent à la fois un ovaire mûr et des spermatozoïdes. Or, il est toujours assez aisé de reconnaître que, dans ces derniers, le polypide vient d'être régénéré, et, le plus souvent, il est encore en relation avec le corps brun résultant de la dégénérescence d'un polypide antérieur. Au contraire, dans les bryozoïdes pourvus d'un ovaire assez développé, mais dépourvus de spermatozoïdes, on ne trouve le plus fréquemment qu'un corps brun ou seulement un rudiment polypidien aux premiers stades de son évolution.

De ces différentes observations, que j'ai faites à plusieurs reprises sur des coupes de jeunes colonies ou de portions jeunes de colonies récoltées à la belle saison, il me semble résulter qu'il y a une certaine relation entre la fonction reproductive du bryozoïde et le renouvellement du polypide. Je m'explique : dans un jeune blastozoïde avec un polypide *P* on trouve à la fois des spermatoblastes *s* à différents états et un ovaire *o ;* mais, tandis que les spermatozoïdes sont mûrs, les ovules sont encore jeunes et en pleine voie de développement. Ce blastozoïde devient adulte, possède toujours son ovaire *o*, et une fois tous les spermatozoïdes mis en liberté, le polypide *P* dégénère. Il ne tarde pas, cependant, à être remplacé par un nouveau polypide *P'*, et, en même temps que celui-ci se développe, le blastozoïde produit un nouvel ovaire *o'* et une nouvelle génération de spermatozoïdes *s'*, dont la maturité correspond à celle des ovules de l'ovaire *o*. Il est naturel de supposer que les ovules de l'ovaire *o* sont fécondés par les spermatozoïdes *s'*, de même que ceux de l'ovaire *o'* seront fécondés à leur tour par les spermatozoïdes *s''* d'une nouvelle génération qui correspondra à la formation d'un nouveau polypide *P''*, et ainsi de suite pendant toute la durée de l'activité du blastozoïde. La première génération de spermatozoïdes *s* est sacrifiée.

En conséquence, il me paraît bien évident que la fécondation s'opère toujours entre éléments sexuels produits par un même bryozoïde et dans la cavité générale de ce dernier. Ces éléments, spermatozoïdes et ovules, ne sont pas de même date de formation et correspondent à l'existence de deux polypides successifs, le premier, contemporain de la formation de l'ovaire, le second, de la formation des spermatozoïdes.

§ 2. — Historique

A peu près tous les auteurs ont admis que dans les cas d'hermaphrodisme, il y avait autofécondation.

Joliet (p. 261-267) a été le premier à dire que l'autofécondation ne devait pas être considérée comme générale et que, tout au contraire, les œufs étaient le plus souvent fécondés par des zoospermes étrangers à la loge qui les produit. Son opinion est basée sur les faits qu'il a constatés dans *Valkeria cuscuta*, *Bowerbankia imbricata* et *Lagenella nutans*. Dans ces trois espèces, l'œuf est fécondé dans la gaine tentaculaire, où il accomplit son évolution ultérieure, par des spermatozoïdes venus du dehors. Il rapporte aussi qu'il a observé des œufs non fécondés de *Bugula avicularia*, *B. flabellata* et *Bicellaria ciliata*, dans des loges où les spermatozoïdes avaient disparu, et il est « certain que le concours de zoospermes étrangers est nécessaire pour leur fécondation ».

L'abondance des zoospermes lui fournit encore une autre considération le portant à croire qu'il en est de même chez la généralité des bryozoaires. Enfin, après avoir décrit la manière dont l'œuf de *Lepralia Martyi* passe de la cavité générale de la zoécie dans l'ovicelle, il conclut (p. 267) :

« 1° Règle générale, les œufs ne peuvent être fécondés que » par des spermatozoïdes étrangers à la loge qui les a produits ;

» 2° Dans certaines espèces, la fécondation par un zoosperme » étranger, a lieu dans la loge même que l'œuf occupe. Ailleurs, » elle a lieu soit dans l'ovicelle, soit au moment du passage dans » l'ovicelle. »

Vigelius (83-84), dans *Flustra membranaceo-truncata*, constate que les sexes sont généralement séparés et suppose que la fécondation a lieu dans l'ovicelle au moyen de zoospermes venus de l'extérieur.

Pour **Prouho** (92), il y a autofécondation chez *Alcyonidium albidum*, *Membranipora pilosa* et *Hypophorella expansa*. Dans *Alcyonidium duplex*, cet auteur signale un fait très intéressant, ayant beaucoup d'analogies avec les observations que j'ai présentées relativement aux espèces hermaphrodites dont les éléments sexuels n'arrivent pas à maturité en même temps, mais il ne se prononce pas sur le mode même de fécondation. **Prouho** a remarqué la succession

de plusieurs polypides dans un même bryozoïde d'*Alcyonidium duplex*, avec coexistence d'un polypide spermifère et d'un polypide ovifère, pendant un certain temps. Un premier polypide p_1 correspond à une génération de spermatogonies développées aux dépens du tissu funiculaire au niveau du cæcum stomacal ; mais ce polypide p_1 ne s'est pas encore épanoui qu'un rudiment de second polypide p_2 existe déjà dans la cavité du même bryozoïde, pourvu de très jeunes ovules dépendant du cordon funiculaire central. Le premier polypide p_1, que **Prouho** nomme *polypide spermifère*, dégénère et est remplacé par le second polypide p_2 ou *polypide ovifère*. Un rudiment de troisième polypide p_3 fait alors son apparition et avec lui de nouveaux ovules ; c'est le polypide ovifère de seconde génération.

Quant à la fécondation des œufs de ces deux polypides ovifères, p_2 et p_3, l'auteur se demande si les spermatogonies qui ont été produites pendant l'existence du polypide spermifère p_1, n'évoluent pas au fur et à mesure des besoins, de manière à suffire à la fécondation des deux générations d'ovules : « Il y aurait quelque certitude, dit-il (p. 585), à avoir en faveur de l'autofécondation », si les deux éléments sexuels arrivaient à maturité toujours en même temps ; mais il ne peut l'affirmer.

§ 3. — Discussion

Il résulte donc, qu'à l'exception de **Joliet**, tous les auteurs se sont prononcés en faveur de l'autofécondation ; car **Vigelius** n'affirme pas que la fécondation soit croisée dans *Flustra membranaceo-truncata*, ni qu'elle soit extérieure, et **Prouho**, bien que ne se prononçant pas pour l'autofécondation dans *Alcyonidium duplex*, laisse supposer que c'est là sa conviction, comme dans les trois autres espèces qu'il a étudiées.

L'opinion de **Joliet**, après une description aussi significative que celle qu'il donne du contenu de la loge de *Valkeria cuscuta*, depuis l'origine de l'œuf jusqu'à sa première segmentation, paraît d'une réfutation difficile. Cependant, comme il rapproche la *Bowerbankia imbricata* et la *Lagenella nutans* de la *Valkeria cuscuta*, il m'est permis de faire remarquer que chez *Bowerbankia pustulosa* où l'œuf se développe aussi dans la gaine tentaculaire, il y a, quand même, autofécondation. L'œuf ne gagne la gaine tentaculaire

qu'après avoir été fécondé dans la cavité générale, par les spermatozoïdes de la génération correspondant au dernier polypide existant.

Le cas des ovules non fécondés, rencontrés par **Joliet** chez *Bicellaria ciliata*, *Bugula flabellata* et *B. avicularia*, dans un bryozoïde privé de spermatozoïdes, n'est pas rare. Je l'ai signalé dans *B. Sabatieri* et je l'ai constaté dans toutes les Bugules que j'ai observées, ainsi que chez *Caberea Borgi*. Cependant, j'ai rangé ces espèces dans le groupe des Bryozoaires hermaphrodites à maturité sexuelle commune. C'est qu'en effet, la présence de deux ovaires est assez fréquente dans les Bugules, où l'un d'eux, un peu plus avancé que le second, fournit l'ovule qui subit la fécondation, tandis que l'autre, trop tardif, dégénère ou se modifie en ce corps particulier que j'ai désigné sous le nom de *pseudostatoblaste*, dans *Bugula Sabatieri*. Les œufs non fécondés dont parle cet auteur ne doivent être, sans doute, que ces ovaires tardifs.

De même, le grand nombre de spermatozoïdes produit par chaque loge, et que **Joliet** considère comme un argument de plus en faveur de la fécondation réciproque, peut être interprété bien différemment, et il me semble même qu'il doit être retenu tout à la faveur de l'autofécondation. Les spermatozoïdes auxquels chaque bryozoïde donne naissance sont, en effet, très nombreux, mais ils ne se forment pas tous à la fois. Leur genèse dure longtemps dans le bryozoïde, plusieurs jours, et tel ovule qui n'est pas mûr lors de la mise en liberté des premiers spermatozoïdes, peut le devenir avant que les derniers spermatoblastes ne soient complètement différenciés.

Nous voyons donc que les différents faits invoqués en faveur de la fécondation réciproque se réduisent à un très petit nombre, et il serait encore utile de les vérifier. J'en dirai autant des cas d'unisexualité qui sont cependant très rares, puisqu'une seule espèce, *Lepralia Martyi*, est encore considérée aujourd'hui comme unisexuée, et à laquelle il faudra peut-être joindre *Cylindrœcium dilatatum*. La *Membranipora zostericola* que **Nordman** (39) avait considérée comme unisexuée, et qui, d'après **Repiachoff** (75), comprend des bryozoïdes hermaphrodites à côté de bryozoïdes unisexués, doit être rangée avec les espèces hermaphrodites.

§ 4. — Conclusions

Dans la grande généralité des cas, chez les Cténostomes et les Chéilostomes, il y a *autofécondation* au sein même de la cavité générale du bryozoïde producteur des éléments sexuels.

Dans un petit nombre d'espèces hermaphrodites (*Valkeria cuscuta*, *Bowerbankia imbricata* et *Lagenella nutans*) ainsi que dans une espèce unisexuée (*Lepralia Martyi*), la *fécondation* serait *réciproque* d'après **Joliet**.

IV. Développement embryonnaire

Les caractères quelque peu particuliers que présente l'embryologie des Cyclostomes, nécessitent la subdivision de l'étude du développement embryonnaire des Ectoprocteses en deux parties : A. chez les Chéilostomes et les Cténostomes ; B. chez les Cyclostomes.

A. - Chéilostomes et Cténostomes

L'œuf, une fois libre dans la cavité générale, se montre pourvu d'une membrane vitelline, généralement très délicate, soulevée en un point de sa surface par les globules polaires qui la rendent bien distincte du vitellus qu'elle entoure. Sa forme est arrondie, le plus souvent sphérique, sauf dans *Membranipora pilosa* (Pl. IX, fig. 6 et 7) et *Alcyonidium cellarioïdes* (Pl. IX, fig. 9), où les œufs se présentent sous des aspects très divers, dus en partie à la pression réciproque qu'ils ont reçue dans l'ovaire, et en partie à l'amœbocité du vitellus qui les déforme continuellement. Ces déformations sont surtout remarquables dans *Alcyonidium cellarioïdes* où, si ce n'était la membrane vitelline et la structure du noyau, on pourrait les considérer comme des Amibes parasites de la cavité générale des bryozoïdes.

L'œuf subit la fécondation et est, dès lors, apte à entrer dans la voie du développement embryonnaire. Dans les espèces ovipares, il est rejeté à l'extérieur où il évolue, tandis que dans les espèces dites vivipares, il gagne la chambre d'incubation et se transforme en une larve ciliée.

§ 1. — Passage de l'œuf dans la cavité d'incubation

Chez les espèces ovipares, le passage de l'œuf de la cavité générale dans le milieu extérieur a lieu, sans aucun doute, par l'intermédiaire de l'organe intertentaculaire. Mais je tiens à faire remarquer que je n'ai jamais surpris, sur le vivant ou sur les coupes, aucun œuf engagé en partie ou en totalité dans le canal intertentaculaire. Je n'ai pas été plus heureux en cela que mes devanciers : car si on s'accorde actuellement à considérer l'organe intertentaculaire comme un conduit génital, comme un oviducte, aucun fait n'a encore démontré le bien fondé de cette opinion.

Pour les espèces vivipares, les relations très différentes que la chambre d'incubation présente, suivant les espèces, avec la cavité générale, impliquent des voies diverses suivies par l'œuf pour aller de cette dernière dans la cavité incubatrice. Mais, comme pour les espèces ovipares, il ne m'a jamais été permis d'assister à ce phénomène, soit par l'examen des colonies en masse sur le vivant ou après fixation, soit par l'étude des coupes. Il n'est pas douteux, cependant, que dans *Cellaria fistulosa*, l'œuf ne soit entraîné par le courant du liquide nourricier, au moment de la dévagination du polypide, dans la chambre d'incubation à travers l'orifice qui fait communiquer celle ci avec la cavité générale. Il n'est pas douteux non plus que dans les espèces où l'embryon se développe dans la cavité de la gaine tentaculaire, le passage ne s'effectue au moment même de la dégénérescence du polypide, ou à travers une déchirure des parois de la gaine tentaculaire dans sa partie sous-diaphragmatique, lorsque le phénomène ne correspond pas à la dégénérescence du polypide. Enfin, lorsque la cavité d'incubation est indépendante de la cavité générale et du polypide, ainsi que c'est le cas dans les ovicelles du type *Bugula*, il faut croire que l'œuf ne parvient dans cet espace que par la rupture de la paroi de la vésicule inférieure, tout comme dans *Bugula Sabatieri* (p. 83).

§ 2. — Segmentation

Toutes mes observations ont été faites sur des coupes de colonies de divers âges et à différentes époques, de manière à posséder le plus grand nombre possible des phases du développement. Malgré

ces précautions, il est un certain nombre d'espèces où je n'ai pu suivre pas à pas, pour ainsi dire, toutes les transformations : mais même dans celles-là, j'ai retrouvé les stades principaux et j'ai pu me convaincre que l'embryogénie des Bryozoaires Chéilostomes et Cténostomes présentait un très grand caractère d'uniformité.

Le liquide de Roule et les colorations doubles à l'hématoxyline et à l'éosine ont formé, à peu près exclusivement, la base de la technique que j'ai employée dans ces recherches.

Dans une Note préliminaire (98), j'ai indiqué très succinctement les résultats auxquels m'avait conduit l'étude de l'embryogénie d'un assez grand nombre de Chéilostomes. Depuis cette époque, j'ai pu vérifier ces résultats dans quelques autres espèces et, en particulier, dans les Cténostomes. Mes observations actuelles se rapportent aux espèces suivantes : *Bugula Sabatieri*, *B. avicularia*, *B. turbinata*, *B. calathus*, *B. neritina*, *Caberea Boryi*, *Scrupocellaria reptans*, *S. scruposa*, *Cellaria salicorniodes*, *C. fistulosa*, *Flustra securifrons*, *Membranipora Flemingii*, *Microporella ciliata*, *M. Malusii*, *Chorizopora Brongnartii*, *Schizoporella sanguinea* et *Lepralia Pallasiana*, parmi les Chéilostomes, *Bowerbankia pustulosa* et *Amathia semiconvoluta* parmi les Cténostomes.

La *segmentation* est *égale* et *régulière* jusqu'au stade de trente-deux blastomères, qui est obtenu par une série de divisions effectuées suivant le mode déjà décrit pour la *Bugula Sabatieri* (p. 83 et 84) Mais, tandis que dans cette dernière et chez les autres Bugules, ainsi que chez *Scrupocellaria reptans*, *S. scruposa*, *Caberea Boryi* et *Bowerbankia imbricata*, la cavité de segmentation est plus ou moins grandement représentée dès le stade 8, dans les autres espèces elle ne se montre qu'après que le stade 32 a été atteint. L'embryon, qui jusque-là est légèrement aplati aux deux faces polaires, orale ou ventrale et aborale ou dorsale, s'arrondit alors de plus en plus dorsalement, et conserve sa forme quelque peu déprimée sur la face ventrale. Le glissement centrifuge des blastomères les uns sur les autres, modifiant la forme de l'embryon, accroît en même temps la cavité de segmentation. La *blastule* est constituée.

§ 3. — Formation de l'endoderme

A ce dernier stade, tous les éléments constitutifs de la blastule sont égaux, et les deux moitiés de l'embryon ne diffèrent entre elles

que par l'aplatissement de la moitié ventrale et la convexité de la moitié dorsale. Cet état est de courte durée, et avant même que le nombre des blastomères ne se soit accru, on constate que les quatre cellules centrales de la face ventrale se distinguent de toutes les autres par leur taille qui s'est beaucoup accrue vers l'intérieur du blastocœle où elles font hernie ; ce sont les quatre *initiales endodermiques*, dont la différenciation précède toute nouvelle division des éléments blastulaires.

J'ai observé, sur plusieurs embryons de *Lepralia Pallasiana* et de *Microporella Malusii*, la division du noyau des quatre cellules centrales avant que les autres blastomères se fussent divisés. Le contraire a lieu chez *Bowerbankia pustulosa* (Pl. X, fig. 13), où les éléments périphériques se divisent bien avant que le noyau des initiales ne montre des signes cinétiques. Cependant, le plus généralement, on peut remarquer une certaine simultanéité dans la division des divers éléments constitutifs de la blastule ; et, tandis que les blastomères périphériques se multiplient assez activement, la division des initiales endodermiques qui s'opère tangentiellement, est de plus longue durée ; elle ne devient complète que bien après la séparation des noyaux, après quoi les éléments ainsi formés tombent dans le blastocœle et constituent les quatre premiers éléments endodermiques.

Quoi qu'il en soit, par suite de la multiplication des blastomères périphériques, la convexité dorsale s'accroît sans cesse, et il semble que, sous la poussée qu'elles reçoivent latéralement, les quatre cellules centrales pénètrent davantage dans la cavité blastocœlienne. C'est ce qui a lieu en effet : la dépression ventrale s'accuse de plus en plus, donne l'impression d'une invagination gastrulaire au début de sa formation, et les éléments qui entourent immédiatement les quatre initiales, venant au contact les uns des autres, enferment ces dernières dans la cavité de segmentation. A aucun moment de la pénétration des quatre cellules endodermiques initiales dans le blastocœle, je n'ai observé l'existence d'un blastopore et d'un entéron, si réduits fussent-ils, pouvant faire rapporter à une gastrulation vraie, le procédé par lequel l'endoderme se crée aux dépens des quatre éléments blastodermiques initiaux. Comme dans la *Bugula Sabatieri*, on doit attribuer une double origine à la formation de l'endoderme. La production des quatre premiers éléments endodermiques par la division précoce des quatre initiales centrales

constitue une endocytulation, à laquelle succède rapidement le recouvrement complet de ces dernières que l'on ne peut interpréter que par une planulation indirecte.

§ 4. — Développement des organes embryonnaires

L'endoderme comprend dès lors huit cellules qui se multiplient au sein de la cavité de segmentation primitive, pendant que les cellules ectodermiques se multiplient à leur tour, mais moins activement que les précédentes qui occupent bientôt toute la cavité de segmentation et transforment l'embryon en une *planula* qui est de peu de durée. Pendant ce temps, il se produit une différenciation dans les cellules ectodermiques, par laquelle deux rangées équatoriales d'éléments prennent une grande prédominance sur les autres éléments et divisent extérieurement l'embryon en deux moitiés à peu près égales. De ces deux rangées, l'une, limitant la moitié ventrale de l'embryon, s'accroît beaucoup plus que l'autre qui ne tarde pas à se confondre avec le reste des éléments de la moitié dorsale. Celle-là détermine un épaississement annulaire faisant légèrement saillie à l'extérieur, que l'on distingue nettement sur les coupes par la hauteur des cellules qui le constituent. Celles-ci se divisent suivant des plans méridiens et se recouvrent bientôt d'une cuticule ciliée qui fait déterminer cette rangée comme constituant la *couronne* de l'embryon.

Les autres éléments se sont multipliés aussi dans les deux moitiés de l'embryon, dont le volume augmente sensiblement. Mais cette multiplication ne se fait pas également dans les deux moitiés, de telle manière que la portion dorsale reste toujours plus fortement convexe que la portion ventrale. Les cellules ectodermiques ventrales diffèrent elles-mêmes, histologiquement, des cellules dorsales ; car, tandis que celles-ci sont irrégulièrement limitées du côté de l'endoderme, dans la moitié ventrale, au contraire, elles sont disposées en un épithélium cylindrique régulier, dans lequel se manifeste une dépression qui ne tarde pas à être suivie d'une invagination dont le résultat est la formation du *sac interne*.

Les figures 2 et 5 (Pl. X) montrent l'invagination de l'ectoderme ventral (*si*). Dans la figure 2, qui représente la coupe suivant un méridien d'un embryon de *Bugula turbinata*, on peut remarquer que le sac interne ne se forme pas exactement au centre de la face

ventrale ; l'orifice de l'invagination est beaucoup plus rapproché d'un côté des cellules de la couronne que de l'autre. Dans les coupes pratiquées suivant un méridien perpendiculaire à celui de la figure 2 (Pl. X), au contraire, l'orifice d'invagination du sac interne est également distant des cellules coronales, et c'est ce que l'on peut voir dans la figure 12 (Pl. IV, *si*). La coupe représentée par la figure 5 (Pl. X) se rapproche beaucoup d'une coupe méridienne perpendiculaire au plan de la coupe de la figure 2 (Pl. X), et l'orifice, bien qu'étant encore légèrement excentrique, peut être considéré comme occupant presque le centre de la face ventrale de l'embryon. C'est qu'en effet, l'invagination du sac interne ne s'effectue pas exactement au centre de la face ventrale de l'embryon, au point où, suivant quelques auteurs, a eu lieu la pénétration des initiales endodermiques. Les coupes démontrent que l'orifice de l'invagination est situé sur un plan méridien que je considérerai désormais comme plan de symétrie de l'embryon, en un point de la face ventrale s'éloignant du pôle et beaucoup plus rapproché des cellules coronales de la partie qui doit être considérée comme représentant, d'ores et déjà, la face postérieure de l'embryon, que des cellules coronales de l'autre partie qui en constitue la face antérieure.

En même temps que se forme le sac interne, l'ectoderme de la région aborale se différencie, et on peut y reconnaître bientôt deux régions principales : une région centrale et une région périphérique, qui, dans les préparations colorées à l'hématoxyline et à l'éosine, se distinguent nettement, au premier abord, avant même d'en avoir observé la structure histologique. La région centrale, dont la coloration est principalement violacée, est formée d'éléments cylindriques, terminés du côté de l'endoderme par une extrémité conique, pourvue d'un noyau prenant bien la coloration violette : c'est l'ébauche de la *calotte*. Quelques-uns de ces éléments, plus centraux que les autres, se montrent un peu plus faiblement colorés et se continuent intérieurement par un prolongement fibrillaire qui disparaît au sein de la masse endodermique. La région périphérique possède, au contraire, une coloration fondamentale rose ; elle se montre riche en granulations vitellines, colorées en rose vif et masquant en partie les noyaux cellulaires dont la teinte est violacée. Ceux-ci y sont plus ou moins régulièrement distribués, plus ou moins nombreux et on n'y distingue jamais les membranes cellulaires de séparation. Cette partie périphérique, s'étendant entre

la région centrale qui donnera la calotte, et la couronne, formera le *manteau*.

On peut voir les modifications de l'ectoderme aboral dans les figures 2 et 5 (Pl. IX), où les distinctions sont bien moins marquées que dans les préparations, par suite du défaut des colorations caractéristiques. Dans la figure 2, qui se rapporte à *Bugula turbinata*, la partie du manteau offre une structure bien différente de celle de la calotte; et il en est de même dans la figure 5, qui est la coupe d'un embryon de *Cellaria fistulosa;* mais, dans celle-ci, on peut déjà constater que la partie centrale de la calotte présente des caractères différents de ceux de la partie périphérique; c'est elle qui donnera l'*organe nerveux central*:

Ces différenciations de l'ectoderme dorsal ne sont pas encore complètes que, dans la portion antérieure de l'endoderme ventral et au niveau du plan de symétrie, cet ectoderme se modifie en deux points distincts mais rapprochés, de manière à constituer deux groupes de cellules qui pénètrent de plus en plus dans la cavité occupée en grande partie par l'endoderme. Ces cellules, rétrécies à la périphérie, sont légèrement renflées à leur extrémité profonde où l'on distingue le noyau. Sous l'action de l'hématoxyline et de l'éosine, elles se colorent graduellement par l'hématoxyline, et, sur les coupes, se montrent distinctes de tous les autres tissus par une forte coloration violette. Ce sont les deux parties de l'*organe glandulaire :* l'une est supérieure et en contact avec la couronne; c'est le *système glandulaire supérieur;* l'autre, séparée de la précédente par quelques cellules ectodermiques, forme le *système glandulaire inférieur*.

Les différents organes qui se sont formés aux dépens de l'ectoderme, vont se différenciant de plus en plus, de manière à prendre progressivement les dispositions et la structure qu'ils posséderont dans la larve libre. Le sac interne, dont l'orifice d'invagination s'oblitère par le rapprochement des cellules qui le limitent, s'accroît dans l'intérieur de la cavité de l'embryon, refoulant les éléments endodermiques, et, le plus généralement, sa partie profonde s'invagine dans sa cavité propre. La calotte se revêt d'une cuticule ciliée, tandis que l'organe nerveux central devient de plus en plus distinct du reste et émet des prolongements fibrillaires pénétrant entre les éléments endodermiques. Le manteau acquiert lui-même une importance graduellement plus grande. Les cellules ectodermiques

séparant les deux systèmes glandulaires forment un épithélium cilié à éléments cylindriques s'effilant par leur extrémité profonde. Elles constituent la *papille du plumet vibratile*. La partie antérieure de l'ectoderme ventral situé entre l'orifice du sac interne et le système glandulaire inférieur, se transforme dans la région voisine de ce dernier en un épithélium cylindrique cilié, comparable à celui de la papille du plumet vibratile. Une légère dépression s'effectue à la surface de l'embryon suivant le plan de symétrie, d'abord dans la région correspondant au système glandulaire supérieur où elle forme la *fossette antérieure*, se continue peu marquée sur la papille du plumet vibratile, et s'accentue dans la partie correspondant au système glandulaire inférieur où elle constitue la *fente ciliée*, pour s'atténuer ensuite insensiblement jusqu'au point où l'épithélium cilié disparaissant, elle disparaît à son tour.

Mais, pendant que ces transformations s'opèrent, des changements surviennent dans la manière d'être de la couronne, dont le résultat est la forme définitive de l'embryon. Les cellules coronales ont continué à se diviser suivant des plans méridiens ; elles ont accru rapidement leurs dimensions longitudinales, et comme si les faces ventrale et dorsale ne pouvaient s'éloigner l'une de l'autre, l'épithélium palléal s'est invaginé autour de la calotte et a formé le *sillon palléal*. L'accroissement des cellules coronales ne s'est pas effectué dans les mêmes proportions sur tous les points de la surface de l'embryon : dans la région antérieure, elles sont restées relativement courtes et il en est résulté un déplacement de la partie ectodermique ventrale vers la région antérieure. Ce déplacement qui est très variable suivant les espèces, est surtout accentué dans les embryons des Cténostomes, où la face antérieure est à peu près totalement occupée par les parties dérivées de l'ectoderme primitivement ventral. Ces variations ont servi à **Barrois** à grouper les différentes formes larvaires et j'y reviendrai avec l'étude des larves.

§ 5. — Différenciations des éléments endodermiques

Jusqu'ici, je ne me suis occupé que des modifications survenues dans l'ectoderme de l'embryon, et j'ai complètement négligé les éléments endodermiques que nous avons vus transformer l'embryon en une planula. Les huit premières cellules endodermiques se multiplient, en effet, très activement et il arrive un moment où elles

occupent toute la cavité de segmentation. Est-ce dire que cette cavité a disparu ? Non. Le blastocœle primitif persiste plus ou moins et se trouve toujours représenté par les espaces intercellulaires que présentent entre eux les éléments endodermiques. Il est toujours bien représenté chez *Bowerbankia pustulosa* (Pl. X, fig. 14) et se montre plus ou moins distinct dans les autres espèces, suivant les stades.

Les cellules endodermiques subissent peu de différenciations depuis le moment de leur spécialisation jusqu'à la fin du développement embryonnaire. Ce sont des éléments arrondis devenant quelquefois polyédriques par pression réciproque, riches en granulations vitellines de dimensions diverses qui masquent le plus souvent le noyau.

Dans les derniers stades embryonnaires et lorsque l'épaississement qui constitue la calotte s'est déjà différencié, quelques cellules endodermiques, situées immédiatement au-dessous de ce dernier, perdent leurs granulations vitellines et, sur les préparations colorées par l'hématoxyline et l'éosine, présentent une coloration violacée de plus en plus distincte. Ces cellules se retrouvent dans tous les embryons, mais avec un développement très variable, ainsi qu'on peut en juger sur les figures 3, 6, 7, 12 (Pl. X) où elles constituent l'*épaississement mésodermique* (*epm*) que nous avons déjà vu dans l'embryon de *Bugula Sabatieri*.

Avant la mise en liberté des embryons, quelques-uns des éléments libres de la cavité de l'embryon se montrent dépourvus de vitellus et présentent déjà les caractères que j'ai assignés aux éléments mésenchymateux de la cavité générale du bryozoïde adulte. Mais, entre ces cellules et les autres éléments endodermiques, il existe toute une série de formes intermédiaires dans lesquelles les granulations vitellines sont plus ou moins abondantes et le réseau protoplasmique plus ou moins apparent. Ces formes intermédiaires établissent une transition graduelle entre les éléments endodermiques et les éléments mésodermiques en lesquels ces derniers se différencient.

§ 6.— Développement du système neuro-musculaire.

Les éléments endodermiques et leurs différenciations mésodermiques ne sont pas les seules parties que l'on rencontre dans la cavité embryonnaire. Aux derniers stades du développement, on constate

encore dans cette dernière, l'existence d'un plexus fibrillaire situé immédiatement à la face profonde de la couronne et se prolongeant aussi dans la région profonde de l'organe piriforme. Ce plexus fibreux qui est relié à l'organe nerveux central par des tractus fibrillaires, présente aussi sur son parcours des noyaux légèrement colorés en violet, ce qui permet de les distinguer facilement de tous les autres éléments qui, dans les préparations traitées à l'hématoxyline et à l'éosine, se montrent plus ou moins colorés en rose par l'éosine. Quand on observe de près ce plexus fibrillaire et ces tractus, on ne tarde pas à y distinguer deux sortes de fibres et des cellules à prolongements effilés auxquels correspondent les noyaux précédents. Parmi ces fibres, les unes ont une légère coloration violette et sont de nature nerveuse, tandis que les autres ont une coloration rose assez vive et doivent être considérées comme fibres musculaires lisses. Organe nerveux central, tractus fibrillaire et plexus fibrillaire sous-ectodermique constituent donc autant de parties de l'organisation embryonnaire que leurs relations permettent de désigner sous la désignation commune de *système neuro-musculaire*.

Tels sont les principaux faits que j'ai observés dans le développement embryonnaire des Chéilostomes et des Cténostomes.

§ 7.— Historique

Les publications de **Repiachoff** et de **Barrois** constituent la base de nos connaissances sur l'embryogénie des Bryozoaires marins, auxquelles il faut joindre, cependant, les travaux de **Vigelius, Harmer** et **Prouho**.

Barrois (77), dans son beau Mémoire sur l'embryologie des Bryozoaires s'est occupé surtout des formes larvaires et de leurs métamorphoses, mais il n'a pas complètement négligé, toutefois, le développement embryonnaire. Il en fait l'étude dans différents groupes et, en ce qui nous concerne, il s'occupe de l'embryogénie de l'*Alcyonidium mytili* à laquelle il rapporte celle des autres Chéilostomes. Il indique le mode de segmentation et la différenciation des principaux organes larvaires. Mais je n'entrerai pas dans l'analyse de cette description qui a été en grande partie modifiée par ses travaux ultérieurs (79-80, 82 et 86) ; je ne m'occuperai que du développement embryonnaire qu'il indique à propos de *Lepralia unicornis* (79, 80) et dont il fait une étude très approfondie.

L'évolution de l'œuf jusqu'au stade 32 ne diffère en rien de ce que j'ai observé et décrit. Mais **Barrois** reconnaît déjà à ce stade les quatre initiales endodermiques et, avec **Repiachoff**, constate que ces quatre cellules s'enfoncent graduellement dans la cavité de segmentation pour y constituer l'endoderme : il désigne cette deuxième phase embryonnaire sous le nom de stade *gastrula*. Ultérieurement, l'endoderme forme une masse pyramidale adhérente à la face orale, dans laquelle il distingue une partie centrale qu'il considère comme endodermique, et une partie périphérique représentant le mésoderme. Bientôt après, ces deux parties se confondent pour former une masse unique, « le vitellus nutritif issu de la fusion du mésoderme et de l'endoderme » (p. 19).

Les cellules de la couronne, peu distinctes avant la gastrulation, sont de plus en plus apparentes et, s'accroissant en hauteur, changent la forme de l'embryon qui, d'aplatie qu'elle était, devient cylindrique. Leur noyau se divise et produit une petite cellule surmontant chacune des longues côtes dont la couronne est constituée.

Pendant que s'opèrent ces changements, se différencient aussi la calotte, la cavité palléale, le sac interne et l'organe glandulaire. Pour **Barrois**, la calotte ne représente pas « une simple disposition des cellules de la peau de la face aborale, mais au contraire un appareil interne qui constitue pour moi (lui) la partie essentielle de l'organe désigné sous le nom de calotte » (p. 23). L'auteur établit, le premier, que le sac interne est produit par une invagination de l'ectoderme oral. Quant à l'organe glandulaire qu'il avait désigné antérieurement sous le nom de pharynx, il n'a pu en suivre la naissance ; mais, d'après lui, « il ne se forme pas de l'épiderme ; on le voit apparaître à l'intérieur de l'embryon entre les deux stades figures 5 et 6, et il ne vient qu'ensuite se souder avec la peau » (p. 24) où par une dépression se constitue la fente ciliée.

En même temps que se forme la fente ciliée, l'ectoderme oral s'épaissit dans la région tout à fait antérieure et se creuse d'une cavité en fer-à-cheval, autour de laquelle rayonnent de longues cellules formant le point d'attache du plumet vibratile. La fente ciliée, l'organe glandulaire et l'épaississement à cellules radiaires constituent une masse allongée de nature énigmatique, qu'il désigne sous le nom d'organe piriforme.

Repiachoff a publié dans une série de Mémoires (75, 78, 79*a*, 79*b*, 80*a* et 80*b*) le résultat de ses recherches sur le développement

embryonnaire de *Tendra* (*Membranipora*) *zostericola* et de deux espèces indéterminées de *Bowerbankia*. Mais, c'est surtout dans sa dernière publication que l'embryogénie de ces espèces se trouve décrite, exempte des erreurs commises dans les publications précédentes, et qui, dans le fond, se rapproche beaucoup de la description donnée par **Barrois** pour *Lepralia unicornis*, sauf en ce qui concerne le tube digestif que possède la larve de *Tendra*. Cependant, **Repiachoff**, qui rapporte à une gastrulation épibolique la formation de l'endoderme, n'a jamais distingué dans ce dernier une différenciation, même de courte durée, en ectoderme et en mésoderme.

Pour cet auteur, la calotte « *kappe* » n'est pas une production sous-épidermique ; il n'attribue cette origine qu'à l'organe glandulaire simple de *Bowerbankia*, d'accord en cela avec **Barrois**.

Vigelius (86) a fait une étude assez documentée du développement embryonnaire dans *Bugula calathus*, et les résultats auxquels il est parvenu diffèrent à quelques égards des précédents. Cet auteur constate la présence, dans la cavité de segmentation, de quatre éléments endodermiques initiaux dont il n'a pu saisir le mode de formation.

Il suppose, toutefois, avec **Repiachoff** et **Barrois**, qu'ils sont produits par épibolie. Comme **Repiachoff**, il n'a jamais constaté une différenciation des éléments hypoblastiques en endoderme et mésoderme ; ces éléments forment une masse à laquelle il donne le nom de « *Fülmasse* » ou de « *Fülgewebe* », et suppose que le mésoderme, très passager dans *Lepralia unicornis*, a perdu son autonomie dans *Bugula calathus*.

Vigelius a observé les deux rangées équatoriales d'éléments ectodermiques aux dépens desquelles se développe la couronne. Il n'a pu observer laquelle des deux formait cette dernière et suppose que c'est la rangée aborale. Il signale l'invagination de l'ectoderme oral donnant la ventouse (« *saugnapf* » de **Repiachoff**) ou le sac interne de **Barrois**. Il décrit la calotte comme un épaississement de l'épiblaste dont la portion centrale est dépourvue de cellules. Enfin, cet auteur reconnaît une origine ectodermique à la totalité de l'organe piriforme de **Barrois**, dans lequel la partie glandulaire ne forme qu'un système en relation avec la fente ciliée.

Harmer (87), dans le développement de la larve d'*Alcyonidium polyoum*, décrit la formation d'une blastule à 32 blastomères, dans

la cavité de laquelle il constate quatre initiales endodermiques qui fournissent, par leurs divisions, une grande masse de cellules représentant probablement l'hypoblaste et le mésoblaste. L'organe piriforme et le sac interne sont des formations épiblastiques. Cet auteur signale, enfin, l'existence de fibres nerveuses reliant l'épiblaste dorsal à l'organe piriforme.

Prouho (92), dans l'embryogénie de *Membranipora pilosa*, *Alcyonidium albidum* et *Hypophorella expansa*, qui aboutit à la forme larvaire *Cyphonantes*, et qui, par conséquent, diffère notablement de l'embryogénie des espèces que j'ai étudiées, a signalé une segmentation semblable à celle décrite par les autres auteurs et a rapporté la pénétration des quatre initiales endodermiques dans la cavité de segmentation à une gastrulation spéciale. L'embryon, dit-il, est au stade de gastrula, mais de gastrula dépourvue de qualité archentérique (*Sterrogastrula* de Lang). Il signale, enfin, l'apparition du mésoderme sans pouvoir en assurer l'origine exacte.

§ 8. — Discussion

Il résulte de ce court exposé historique que si les auteurs sont d'accord sur le mode de segmentation de l'embryon et sur l'origine du sac interne, il n'en est pas de même en ce qui concerne la différenciation des autres parties de l'embryon.

Et d'abord, tous les auteurs désignent sous le nom de gastrulation les processus qui accompagnent la pénétration des quatre initiales endodermiques dans le blastocœle. Sans attribuer une grande importance à l'emploi du terme de gastrulation dans un processus embryogénique où on n'observe jamais de cavité archentérique, il me paraît cependant nécessaire de faire remarquer que cette expression est impropre, et, qu'en l'espèce, il n'y a pas formation de gastrule. Si l'on considère, d'autre part, que les initiales endodermiques se divisent fréquemment avant leur pénétration dans le blastocœle, non seulement l'expression de gastrulation est impropre, mais elle est encore inexacte.

La formation de l'endoderme, autant que l'on peut en juger par les descriptions des différents auteurs et par mes observations personnelles, comprend trois phénomènes principaux : 1° la différenciation des quatre cellules initiales dans la partie ventrale et centrale du blastoderme ; 2° leur division précoce en quatre premiers élé-

ments endodermiques : 3° leur pénétration graduelle au sein du blastocœle, simultanément avec leur recouvrement par les blastomères périphériques. Il y a donc formation de quatre éléments endodermiques par endocytulation, suivie de la planulation par le mode indirect des quatre initiales.

La couronne, ainsi que **Vigelius** l'a observé dans *Bugula calathus*, se révèle d'abord par un épaississement équatorial de l'embryon, qui, contrairement aux observations de **Barrois**, comprend deux rangées cellulaires. Mais ce n'est pas, ainsi que l'a supposé **Vigelius**, aux dépens de la rangée aborale que la couronne se constitue : celle-ci dérive, au contraire, de la rangée ventrale ou orale.

L'organe piriforme est une formation essentiellement ectodermique, et ne provient pas, comme l'a dit **Barrois,** de l'intérieur de l'embryon. Il comprend dans tous les cas deux systèmes glandulaires séparés entre eux par l'épithélium qui constitue la papille du plumet vibratile. Je les ai observés dans *Bugula calathus* où **Vigelius** décrit l'organe glandulaire comme étant simple, et ils se montrent déjà distincts dans l'embryon (Pl. X, fig. 3).

La calotte est encore une formation ectodermique, mais il faut la supposer constituée seulement par l'épaississement périphérique, car l'épaississement profond est une différenciation des éléments endodermiques. Quant à sa structure, sur laquelle je reviendrai un peu plus loin à propos de la larve libre, il est surprenant que les différents auteurs n'y aient pas constaté l'organe cellulaire central et les prolongements fibrillaires qui le relient à l'organe piriforme, comme l'a constaté **Harmer** dans l'embryon d'*Alcyonidium polyoum*, et que j'ai vus se continuer à ce niveau en un plexus cellulo-fibrillaire sous-coronal.

Enfin, à l'exception de **Prouho** (92) qui a signalé la différenciation d'un mésoderme dans le développement du *Cyphonantes*, tous les autres auteurs sont unanimes à reconnaître qu'ils n'ont jamais observé de tissu mésodermique distinct de l'endoderme, ainsi que l'a rapporté **Barrois**. Je n'ai jamais rencontré pour ma part une semblable disposition, et il faut croire que les éléments endodermiques persistent jusqu'à la fin du développement embryonnaire, époque où, alors seulement, ils commencent à perdre leurs caractères vitellins et se différencient graduellement en éléments mésodermiques à forme mésenchymateuse.

§ 9. — Conclusions

De ces différents faits, on peut tirer les conclusions suivantes :

1° La *segmentation* est *égale* et *régulière* jusqu'au stade de trente-deux blastomères.

2° L'*endoderme* est formé aux dépens de quatre de ces blastomères occupant le centre de la face centrale de l'embryon, qui, par *endocytulation* d'abord et par *planulation indirecte* ensuite, fournissent les huit premiers éléments endodermiques renfermés dans la cavité de segmentation. En aucun cas, il n'y a gastrulation.

3° La *couronne* ne peut être distinguée qu'après l'apparition de l'endoderme. Elle est constituée par la rangée inférieure des deux rangées qui forment l'épaississement annulaire de l'embryon.

4° Le *sac interne*, l'*organe piriforme* et la *calotte* sont des formations essentiellement ectodermiques.

3° Le sac interne est produit par une invagination de l'ectoderme central s'effectuant sur un point situé en arrière du pôle oral de l'embryon, mais placé sur le plan de symétrie.

6° Les trois parties qui composent l'organe piriforme : *système glandulaire supérieur, papille du plumet* et *système glandulaire inférieur*, se différencient séparément aux dépens de l'ectoderme ventral. La *fossette antérieure* et la *fente ciliée* font partie d'une même dépression méridienne, incomplète.

7° La calotte formée par un épaississement ectodermique aboral, comprend dans sa partie centrale, un petit massif cellulaire qui est relié à un plexus fibrillaire sous-ectodermique par deux tractus fibrillaires neuro-musculaires, constituant un *système neuro-musculaire*.

8° La première différenciation des éléments endodermiques consiste dans la formation d'un épaississement placé au-dessous de la calotte, l'*épaississement mésodermique*. Ce n'est que vers la fin de la période embryonnaire, que les éléments endodermiques libres se transforment en *éléments mésodermiques*, dont la différenciation est, par conséquent, très tardive.

B. — Embryogénie des Cyclostomes

En m'occupant de l'embryogénie des Cyclostomes, je n'ai eu tout d'abord pour but que de voir si dans la structure très simple sous laquelle on décrit les larves de Cyclostomes, il ne serait pas possible de retrouver, au moins en partie, les organes que j'avais déjà observés dans les larves des Chéilostomes et des Cténostomes. Ce n'est donc pas à une vérification des résultats si intéressants de **Harmer** sur le développement embryonnaire des Cyclostomes, que j'ai voulu me livrer, et c'est pourquoi les quelques observations qu'il m'a été permis de faire sur ce chapitre sont loin d'être complètes. Elles ne se rapportent, d'ailleurs, pour la plupart, qu'à la transformation des embryons secondaires en larves libres.

§ 1er. — Embryon primaire

Harmer a fort bien établi dans une série de publications (90, 93, 95 et 98), que dans *Crisia*, *Lichenopora verrucaria*, *Idmonea serpens*, *Tubulipora*, l'œuf se segmente pour former un massif cellulaire dans lequel les noyaux, très nombreux, baignent au sein d'un protoplasme commun où il n'est pas possible de distinguer les membranes de séparation. Ce massif émet à l'une de ses extrémités, — à l'extrémité distale pour **Harmer**, — un certain nombre de prolongements qui s'étranglent successivement, de manière à donner de petites masses secondaires évoluant séparément et se transformant en larves ciliées. **Harmer** a désigné le massif dérivé de la segmentation de l'œuf sous le nom d'*embryon primaire*, et a donné le nom d'*embryons secondaires* à chacune des petites masses en lesquelles se subdivise l'embryon primaire.

Je n'ai pas recherché le mode de formation de l'embryon primaire aux dépens de l'œuf. J'ai simplement étudié sur les coupes d'ovicelles complètement développées, les quelques transformations subies par les embryons secondaires pour atteindre la structure de la larve ciliée. Les trois espèces *Crisia denticulata*, *Diastopora suborbicularis* et *Lichenopora hispida* qui ont servi à cette étude présentent un développement embryonnaire secondaire semblable.

§ 2. — Origine et développement des embryons secondaires

Dans *Crisia denticulata*, chaque ovicelle fertile ne renferme, le plus généralement, qu'un embryon primaire ; mais, dans deux ou trois cas, sur une quarantaine d'ovicelles que j'ai examinées, j'ai rencontré deux embryons primaires distincts et provenant, sans aucun doute, du développement de deux œufs. La figure 15 (Pl. X) représente la coupe longitudinale d'une ovicelle renfermant deux embryons primaires, eb_1, eb_1. Chacun d'eux est plus ou moins lobé à la périphérie distale, et c'est aux dépens de ces lobes que se sont constitués les embryons secondaires eb_2, eb_2, renfermés dans les mailles du réseau protoplasmique qui occupe la plus grande partie de l'ovicelle.

La structure de l'embryon primaire est simple. Elle comprend une substance protoplasmique fondamentale, finement granuleuse, dans laquelle baignent de nombreux noyaux cellulaires arrondis, présentant assez fréquemment des figures cinétiques (Pl. X, fig. 16). Le protoplasme, qui n'est pas limité extérieurement, possède une structure beaucoup plus dense à la périphérie du massif, où il se colore un peu plus fortement que dans la partie centrale. Histologiquement, les noyaux internes ne peuvent être distingués des noyaux périphériques, au moins dans la partie non lobée de l'embryon ; cependant, tandis que les premiers sont distribués sans ordre apparent au sein du protoplasme commun, les seconds sont placés côte à côte et forment presque une couche externe régulière, qui devient surtout très distincte aux extrémités des lobes où les étranglements se produisent (Pl. X, fig. 16).

A leur stade le plus jeune, les embryons secondaires, alors qu'ils sont encore en continuité avec le massif de l'embryon primaire, se montrent formés (Pl. IX, fig. 16, eb_2, eb_2) d'une couche protoplasmique externe assez épaisse (*cce*), à noyaux volumineux, ne différant pas de ceux du massif de l'embryon primaire, et d'une couche interne relativement mince (*cci*), à noyaux plus petits, limitant une petite cavité centrale très distincte. Aux stades qui suivent la mise en liberté des embryons secondaires dans les lacunes du réticulum protoplasmique fondamental, cette cavité centrale persiste toujours et entre dans la constitution de la cavité générale de l'oozoïde, en lequel la larve se transforme. Sur les coupes, on rencontre souvent des

embryons secondaires pleins, dépourvus de cavité générale, pouvant faire supposer que l'état le plus jeune sous lequel se présente l'embryon secondaire est un stade morulaire. Il n'en est rien; et il suffit de suivre la série des coupes se rapportant au même embryon pour se convaincre que la cavité centrale existe dans tous les cas; les coupes pleines n'intéressent que les extrémités des embryons.

Les dispositions que je viens d'indiquer chez *Crisia denticulata* se retrouvent dans *Diastopora suborbicularis* et *Lichenopora hispida*. Les phases ultérieures du développement des embryons secondaires ne diffèrent pas davantage.

L'embryon secondaire libre grossit et, de la forme ovoïde qu'il possède tout d'abord, passe à la forme semi-sphérique. L'une de ses faces qui va se différencier comme correspondant à la face ventrale des embryons des autres groupes de Bryozoaires, s'aplatit, tandis que l'autre conserve sa convexité (Pl. X, fig. 17). Les deux couches constitutives deviennent de plus en plus distinctes l'une de l'autre et se limitent par une membrane. La couche externe s'épaissit au niveau de la face aplatie, ses noyaux se divisent activement; elle forme un épithélium cylindrique dans lequel on peut facilement reconnaître les limites cellulaires (Pl. X, fig. 18) et un protoplasme plus finement granuleux que dans le reste de la couche. A une phase ultérieure (Pl. X, fig. 19), cet épithélium s'est invaginé dans la cavité centrale qui s'était accrue au fur et à mesure du développement de l'embryon, et constitue une deuxième cavité s'ouvrant grandement à l'extérieur. La figure 21 qui se rapporte à *Diastopora suborbicularis* montre un stade semblable à celui de la figure 19 qui appartient à *Crisia denticulata*. Mais, dans ces deux figures, on peut déjà remarquer que la différenciation épithéliale qui, sur la figure 18, n'intéressait que la face aplatie ou ventrale de l'embryon, a gagné progressivement les parties périphériques et qu'à l'exception de la partie dorsale, la couche cellulaire externe est tout entière transformée en un épithélium cilié. Enfin, à un stade encore plus avancé, tel que celui représenté par la figure 20 pour *Crisia denticulata*, et par la figure 22 pour *Lichenopora hispida*, la couche externe de l'embryon se trouve subdivisée en trois parties auxquelles correspond une structure histologique spéciale. On peut y reconnaître, en effet : 1° une région dorsale, à protoplasme granuleux, prenant bien les colorants et renfermant des noyaux épars, assez nombreux, disposés sur plusieurs plans, mais dépourvue de

membranes cellulaires limitantes. Dans cette région, on peut distinguer une partie centrale plus épaissie que le reste, à laquelle correspond un amas de noyaux faiblement colorés dans un protoplasme plus finement granuleux (*onc*) ; 2° une portion latéro-ventrale (*co*), constituée par un épithélium cylindrique cilié, à éléments très étroits dont le protoplasme, très faiblement coloré, a presque un aspect hyalin. Cet épithélium se continue jusqu'à l'orifice d'invagination qui à ce stade s'est fortement resserré ; 3° une partie correspondant à la face ventrale invaginée (*si*), formée encore par un épithélium cylindrique dont les éléments, moins étroits que dans la région précédente, sont plus hauts dans le cul-de-sac de l'invagination que sur les parois latérales ; ils forment un épaississement profond, faisant saillie dans la cavité d'invagination, et les uns et les autres renferment un protoplasme granuleux prenant bien les colorants.

Enfin, au stade qui précède immédiatement la mise en liberté de la larve, l'embryon, quelle que soit l'espèce, présente encore la structure précédente, avec la légère différence qui consiste dans l'invagination partielle de la région dorsale dans la cavité de l'embryon. La partie centrale de cette face continue encore à faire plus ou moins saillie dans l'orifice d'invagination, limitée par le bord supérieur de la région latéro-ventrale.

Quant à la couche interne, elle se retrouve à tous les stades du développement, formant un revêtement continu à la cavité de l'embryon et tapissant intérieurement la couche externe. Elle s'amincit en certains points, s'épaissit en d'autres, mais sans jamais rien perdre de sa continuité.

§ 3. — Rapprochement des embryons des *Cyclostomes* avec les embryons des *Chéilostomes* et des *Cténostomes*

Si on analyse maintenant les différents faits qui accompagnent la transformation des embryons secondaires en larves ciliées, et qu'on les rapproche de ceux observés dans le développement embryonnaire des Chéilostomes et des Cténostomes, il sera possible d'établir quelques rapprochements entre ces deux modes embryogéniques.

La première différenciation que nous avons constatée dans le développement de l'embryon secondaire, est l'invagination de la

couche externe de la face ventrale. Il ne me paraît pas douteux que cette formation ne corresponde au sac interne des autres embryons. De même, l'épithélium cilié de la face latéro-ventrale des embryons secondaires des Cyclostomes constitue un organe analogue à la couronne des Chéilostomes et des Cténostomes ; il en diffère, cependant, morphologiquement, par le grand nombre de rangées cellulaires qui entrent dans sa composition. Quant à la région dorsale, elle doit être considérée tout entière comme l'homologue de la moitié dorsale de l'embryon des Chéilostomes et des Cténostomes. De même que dans cette dernière, elle se différencie, en effet, en une portion amincie (fig. 20 et 22, *c*) qui, par son invagination, formera un sillon, le sillon palléal, limité extérieurement par un épaississement (fig. 20, 22, *cal*) dont les homologies avec la calotte des autres embryons sont rendues plus frappantes encore, par l'existence d'un massif central qui ne peut être comparé qu'à l'organe nerveux central des Chéilostomes et des Cténostomes.

La couche cellulaire externe de l'embryon secondaire des Cyclostomes correspond donc à l'ectoderme embryonnaire des Chéilostomes et des Cténostomes, et, à l'exception de l'organe piriforme qui fait défaut dans les larves des Cyclostomes, elle fournit les mêmes organes que lui. La couche cellulaire interne ne peut être considérée, d'autre part, comme différente de l'endoderme qu'elle représente ; mais, contrairement à ce qui a lieu chez les Cténostomes et les Chéilostomes, elle forme une membrane continue.

§ 4. — Historique

C'est **Barrois** qui, le premier, s'est occupé de l'évolution embryonnaire des Cyclostomes. Dans son grand *Mémoire sur l'embryologie des Bryozoaires* (77), il a donné une description du développement de *Phalangella* (Tubulipora) *flabellaris* qu'il a corrigée dans la suite, par ses nouvelles observations sur les embryons des Frondipores et des Discopores (82 et 86). Ne tenant compte que de sa dernière publication, l'embryon des Cyclostomes, à son stade le plus jeune, se présente, suivant cet auteur, sous la forme d'une morula dans laquelle les éléments périphériques représentent l'ectoderme, et les éléments centraux, l'endoderme. La phase morula est suivie d'une phase pseudo-blastula, obtenue par disparition complète des cellules endodermiques, remplacée elle-

même par une phase pseudo-gastrula produite par l'invagination orale qui donne le sac interne. **Barrois** a encore observé la différenciation de la couronne ainsi que l'enfoncement de la région aborale pour former la cavité palléale, en partie occupée par une saillie de la face aborale, à la place même de la calotte des Escharines.

Ostroumoff (87) a fait une étude assez complète des métamorphoses de la larve des *Cyclostomes*, ultérieurement à sa fixation, dans laquelle il donne quelques observations relatives au développement embryonnaire. Dans les stades les plus jeunes qu'il a observés chez *Crisia*, *Discoporella* et *Tubulipora*, l'embryon comprend un endoblaste et un épiblaste, et dans ce dernier, il distingue déjà trois grandes cellules qui, par leurs divisions, produisent la couronne. D'accord avec **Barrois** et **Repiachoff**, cet auteur reconnaît que l'endoblaste se forme par épibolie. Il constate la formation de la ventouse (« *saugnapf* ») ou sac interne, et remarque que la cavité du manteau ne se produit pas par un enfoncement du pôle végétatif, mais bien par l'accroissement du pli circulaire qui entoure la couronne. L'absence de cils vibratiles dans la région végétative l'empêche de considérer l'épaississement de l'épiblaste à ce niveau comme représentant la calotte des autres Ectoproctes.

Ce même auteur observe la disparition par régression progressive des éléments endoblastiques qui, dans la larve, sont remplacés par des cellules mésenchymateuses occupant toute la cavité de l'embryon, à l'ensemble desquelles il donne le nom de « *Funiculargewebe* ».

Harmer, à qui nous devons de connaître l'origine des prétendues morules embryonnaires des Cyclostomes, a fort bien établi dans plusieurs publications successives (90, 93, 95, 96 et 98), que chez *Crisia*, *Lichenopora hispida*, *Idmonea serpens* et *Tubulipora*, les embryons libres que l'on rencontre dans la cavité de l'ovicelle de ces espèces, proviennent de la division d'un embryon primaire, issu lui-même de la segmentation d'un œuf primitif. Bien qu'il ne s'occupe pas spécialement des changements subis par les embryons secondaires pour se transformer en larves ciliées, il donne cependant, à propos de *Crisia* (93), quelques renseignements sur la couche cellulaire interne de l'embryon (p. 25). Cette couche, que l'auteur distingue dès la séparation de l'embryon secondaire de l'embryon primaire, forme, dit-il, un épithélium plus ou moins uni à la surface

interne des cellules ectodermiques, entourant complètement la cavité interne. Elle ne disparaît pas, mais aux derniers stades de l'évolution embryonnaire, les éléments dont elle est constituée envoient des prolongements à travers la cavité qu'ils découpent en espaces irréguliers. **Harmer** discute enfin la valeur embryologique de cette couche cellulaire interne, et conclut en disant qu'elle représente plutôt un mésoderme qu'un endoderme.

§ 5. — Discussion

Du mode même de formation des embryons secondaires, il résulte que les opinions de **Barrois** et d'**Ostroumoff** sur la formation de la couche cellulaire interne ne sont pas fondées. Cette couche, ainsi que l'a annoncé **Harmer**, et ainsi que je l'ai constaté dans deux ou trois autres espèces cyclostomes, dérive immédiatement des cellules centrales de l'embryon primaire, tandis que la couche externe provient, au contraire, des éléments périphériques de ce dernier. Elle ne diparaît pas, non plus, au cours du développement embryonnaire, contrairement aux observations de **Barrois** et d'**Ostroumoff** ; elle existe encore au moment de la mise en liberté des larves, époque à laquelle elle se transforme en éléments mésenchymateux distribués dans la cavité larvaire.

Quant à la valeur embryologique de cette couche interne, je ne partage pas l'opinion de **Harmer**, et je la considère comme représentant l'endoderme larvaire des autres Ectoproctes. J'aurai, d'ailleurs, l'occasion de discuter plus longuement cette opinion dans la suite.

Tous les auteurs ont reconnu les parties principales en lesquelles la couche ectodermique de l'embryon se transforme : sac interne, couronne ciliée et manteau. Mais, en ce qui concerne l'épaississement aboral qui, dans la larve, se trouve logé dans la cavité palléale, les auteurs éprouvent une certaine difficulté, dirais-je, à la considérer comme l'homologue de la calotte des larves chéilostomes et cténostomes.

Il est vrai que le massif central, que je considère comme l'équivalent de l'organe nerveux central de ces dernières, a échappé, en tant que partie nettement différenciée du reste de l'épaississement, à la sagacité de ces observateurs. Cette différenciation est cependant très évidente sur les coupes colorées à l'hématoxyline et à

l'éosine, où la partie périphérique de l'épaississement aboral se montre colorée en violet foncé, tandis que le massif central est assez faiblement coloré en violet ; de plus, les noyaux ont dans celui-ci, une coloration pâle, tandis que dans la partie périphérique ils sont, au contraire, fortement colorés. L'absence de cils vibratiles ne saurait empêcher de regarder cette formation ectodermique aborale comme l'homologue de la calotte, de même que l'absence de prolongements fibrillaires ne saurait faire considérer le petit massif central autrement que comme l'homologue de l'organe nerveux central des larves chéilostomes et cténostomes.

Les seules différences que l'on puisse établir entre ces dernières et les larves des Cyclostomes, résident dans la morphologie de l'endoderme, dans l'absence d'organe piriforme et dans la réduction du système neuro-musculaire chez les larves des Cyclostomes.

§ 6. — Conclusions

Chez les Cyclostomes, l'œuf fournit par sa segmentation une masse cellulaire, l'*embryon primaire*, aux dépens de laquelle se forment par simple division, un certain nombre de petits corps à cavité centrale et à double couche cellulaire, les *embryons secondaires*, qui, par leur évolution ultérieure, donnent chacun une larve ciliée.

Les différenciations dont la couche cellulaire externe de l'embryon est le siège ont pour résultat la formation d'un *sac interne*, d'une *couronne* ciliée, d'un *manteau* et d'une *calotte*, homologues des organes de même nom de l'embryon des Chéilostomes et des Cténostomes.

La couche externe de l'embryon secondaire doit être considérée comme représentant l'ectoderme, tandis que la couche interne représente l'endoderme de l'embryon des autres Ectoproctes.

Les larves des Cyclostomes ne diffèrent, enfin, des autres larves d'Ectoproctes que par l'absence de l'organe piriforme, la réduction du système neuro-musculaire et la morphologie de l'endoderme.

V. — Eclosion des larves

Lorsque le développement embryonnaire a pris fin, la larve ciliée en laquelle l'œuf s'est transformé, quitte la cavité d'incubation pour gagner le milieu extérieur où, après avoir vécu librement pendant un temps variable, mais généralement de courte durée, elle se fixe à un corps sous-marin et se transforme en oozoïde.

La mise en liberté des larves, leur éclosion, s'effectue suivant des modes variant avec la structure de la cavité incubatrice dans laquelle elles sont renfermées.

Chez les Chéilostomes à chambre d'incubation appartenant au type *Bugula*, l'éclosion s'opère sous l'action des muscles rétracteurs de la paroi frontale de la vésicule inférieure. Par leur contraction, ces muscles ont pour effet de rapprocher cette dernière de la paroi dorsale, déterminant ainsi un orifice à travers lequel la larve s'échappe dans le milieu extérieur.

Il n'est pas rare de constater dans les Bugules, et en particulier dans *Bugula turbinata*, des larves engagées dans ce passage qu'elles ne peuvent franchir complètement. De telles larves se transforment en oozoïde sur place.

Chez *Cellaria fistulosa* et *C. salicornioïdes*, l'existence même d'un orifice externe operculé, propre à la chambre d'incubation, indique le lieu par lequel s'effectue la sortie de la larve. Sous l'action des cils vibratiles, la larve s'agite dans le sac membraneux qui la renferme et exerce une poussée sur l'opercule qui se rabat extérieurement, entraînant avec lui le sac membraneux. Celui-ci s'ouvre d'autant plus grandement que l'opercule est lui-même plus rabattu, et la larve gagne le milieu ambiant.

Il en est de même dans *Lepralia Pallasiana* où la larve quitte, grâce à ses cils vibratiles, la cavité incubatrice pour pénétrer dans la partie sus-diaphragmatique proprement dite de la gaine tentaculaire. Une fois parvenue derrière l'opercule, celui-ci cède à la moindre pression et livre passage à la larve.

Dans *Bowerbankia pustulosa*, *Amathia lendigera*, etc., où la larve se développe dans la partie sous-diaphragmatique de la gaine

tentaculaire, l'éclosion ne peut avoir lieu que par l'action des muscles pariéto-diaphragmatiques et pariéto-vaginaux. Ceux-ci, en se contractant, ouvrent grandement l'orifice diaphragmatique et la tubulure vaginale sus-diaphragmatique.

Enfin, chez les Cyclostomes, bien qu'il ne m'ait pas été permis de bien établir la fonction de la valvule (Pl. X, fig. 15, *va*) et l'organisation de la tubulure (Pl. X, fig. 15, *gt'*), il faut supposer, cependant, que la mise en liberté des larves s'effectue à ce niveau et que l'appareil valvulaire ne livre passage qu'aux embryons dont le développement est suffisamment avancé, à ceux seulement dont l'action des cils vibratiles est assez énergique pour soulever l'appareil valvulaire.

Dans les différentes espèces chéilostomes, cténostomes ou cyclostomes que j'ai soumises aux conditions les plus avantageuses pour l'éclosion des larves, il m'a été possible de constater que cette éclosion ne s'effectuait qu'à certaines heures. C'est ainsi que chez les Bugules, par exemple, la sortie des larves a lieu surtout dans la matinée et dès les premières lueurs du jour ; dans *Scrupocellaria scruposa*, elle a lieu jusque vers les dix heures du matin ; chez *Lepralia Pallasiana*, elle s'effectue principalement entre minuit et quatre heures du matin, etc. Il est donc utile, lorsqu'on veut se livrer à des études sur les larves, de ne pas se décourager si, à un moment donné, une colonie richement pourvue d'embryons ne produit aucune larve ; il s'agit simplement de la surveiller très attentivement, et, une fois les heures d'éclosion déterminées, on est toujours sûr d'obtenir des larves, si les colonies sont placées, toutefois, dans de bonnes conditions.

VI. — Morphologie externe de quelques larves

Parmi les larves que j'ai examinées à l'état de liberté, il en est un certain nombre qui n'ont encore été l'objet d'aucune description et dont je dois indiquer les caractères extérieurs, avant de me livrer à l'étude plus générale de l'organisation anatomique larvaire. Ce sont les larves de *Bugula turbinata*, *B. neritina*, *Cellaria fistulosa*, *C. salicornioïdes*, *Chorizopora Brongnartii*, *Schizoporella sanguinea*, *Bowerbankia pustulosa* et *Amathia semiconvoluta*, auxquelles il

faut joindre celle de *Bugula Sabatieri*, dont la structure a été déjà décrite dans la première partie de ce travail (p. 89-91).

La larve de *Bugula turbinata* (Pl. XI, fig. 4 et 5) diffère peu, quant à la forme générale, de celle de *Bugula Sabatieri* ; elle est cependant un peu plus grande que cette dernière, et, étant moins élargie vers la face ventrale, elle a l'aspect plutôt cylindrique que sphérique. Les caractères les plus saillants de sa morphologie externe sont l'absence complète de toute tache pigmentaire et la coloration rosée que présente toute la partie supérieure de la couronne. Comme dans *Bugula Sabatieri*, cette dernière, revêtue de cils vibratiles assez fins et assez étroitement distribués, présente une surface à peu près régulièrement unie sur laquelle on ne découvre pas les stries longitudinales que l'on rencontre dans beaucoup d'autres espèces et qui indiquent les limites des cellules coronales. Elle est limitée dorsalement et ventralement par une collerette de petites vésicules pédiculées, formant un cercle complet (*b*) autour de la calotte, ouvert inférieurement (*b'*) dans la région antérieure de la larve, au niveau où la fente ciliée se termine. Celle-ci (*fc*), comprise entièrement dans la face antérieure, est pourvue de longs cils vibratiles et est surmontée d'un plumet (*pl*) formé par quatre ou cinq flagellums d'inégale longueur, agglutinés à leur base, mais libres à leur partie terminale. Au-dessus du plumet auquel on donne le nom de plumet vibratile, existe un disque circulaire, plus faiblement coloré que le reste de la larve, dans lequel on distingue une dépression excentrique, la fossette antérieure, vers laquelle convergent des stries rayonnantes donnant à l'ensemble un aspect étoilé ; c'est le système glandulaire supérieur (*sgs*) vu par transparence.

La calotte (Pl. XI, fig. 4 et 5 *cal*), qui occupe la face aborale, ou supérieure, ou dorsale de la larve, forme une saillie cylindrique plus ou moins prononcée, pourvue de cils rigides terminés en pointe simple. Observée normalement (fig. 5) elle montre une région centrale déprimée, colorée légèrement en rose, autour de laquelle se disposent des stries radiaires se dirigeant vers la périphérie où elles donnent au bord supérieur de la calotte un aspect festonné.

La face orale (Pl. XI, fig. 4 *fo*), ou face inférieure, ou face ventrale, est simple. Une légère dépression indique l'orifice du sac interne et, par transparence, on aperçoit à travers l'épithélium ectodermique, les éléments de la cavité larvaire et le contour du sac interne.

Lorsqu'on observe la larve normalement, ainsi que le représente la figure 5 (Pl. XI), on constate que, parmi les cils vibratiles que porte la couronne, se trouvent huit petites palettes (*ba*) de dimensions différentes, striées dans le sens de leur longueur qui ne dépasse pas celle des cils vibratiles. Ces palettes, qui paraissent être situées sur un même plan transversal et dont la distribution symétrique est indiquée par la figure 5, sont pourvues d'un mouvement lent dans le sens longitudinal, ce qui permet de les distinguer facilement des cils vibratiles voisins qui s'agitent, au contraire, très rapidement et dans tous les sens. Elles sont réfringentes et semblent être constituées par des cils vibratiles agglutinés sur la plus grande partie de leur longueur.

La larve de *Bugula neritina,* dont les dimensions sont de beaucoup plus grandes que celles de la larve des autres Bugules, peut être considérée comme le type du groupe larvaire des *Cellularines* établi par **Barrois**. Sa forme, très régulière, est celle d'un tonnelet dont l'une des bases porte la calotte (Pl. XI, fig. 6, *cal*). Elle est d'une coloration variable avec la coloration même de la colonie. Elle est vert-brunâtre, si la colonie possède cette coloration, brun-jaunâtre ou brun-rougeâtre, lorsque la colonie elle-même présente cette teinte. Mais cette coloration n'est pas uniformément répartie sur toute la surface de la larve où l'on distingue deux taches latérales (*ta*) plus fortement colorées en brun et une région plus claire antérieure, placée tout au tour de la fente ciliée (*fc*).

Les taches latérales, que l'on remarque bien vite lorsqu'on observe cette larve au microscope, ont une forme losangique très allongée : elles occupent presque toute la longueur de la couronne et présentent une dépression centrale faiblement colorée. C'est tout ce que l'on peut constater sur le vivant.

Comme dans *Bugula Sabatieri* et *B. turbinata,* la couronne, pourvue de nombreux cils vibratiles, est limitée supérieurement et inférieurement par une collerette de petites vésicules pédiculées. La collerette supérieure (*b*) est seule représentée dans la figure 6 (Pl. XI) ; elle forme un cercle complet entourant la calotte et limitant extérieurement le sillon palléal. La collerette inférieure, que l'on ne peut voir dans la position où la larve a été représentée dans la figure 6, est incomplète dans la région antérieure. Enfin, la couronne se montre ici pourvue de fines stries longitudinales indiquant les limites des cellules qui la constituent. Ces stries font défaut dans

le voisinage de la fente ciliée, et, par suite, les limites de la couronne par rapport à l'épithélium ectodermique aboral sont très distinctes à la surface de la larve de *Bugula neritina*.

La fente ciliée (*fc*) occupe la face antérieure, grandement ouverte supérieurement et graduellement rétrécie inférieurement. Elle est surmontée d'un long plumet vibratile (*plv*) dont les flagellums constitutifs paraissent beaucoup plus indépendants entre eux que dans les autres espèces. Une zone claire, entourant supérieurement le plumet, indique la présence du système glandulaire supérieur.

La calotte (*cal*), très développée et pouvant s'étendre à l'extérieur ou se rétracter fortement dans la cavité palléale, est encore pourvue de cils raides à pointe simple. Sa face supérieure est striée radialement et les stries se prolongent jusqu'à la périphérie où elles se continuent encore latéralement.

La face aborale limitée par la collerette vésiculaire inférieure ne montre aucune structure, par suite même du défaut de transparence de la larve.

Les larves de *Cellaria fistulosa* (Pl. XI, fig. 10 et 11), et *C. salicornioïdes* (Pl. XI, fig. 12), se rapprochent encore beaucoup de la forme *Cellularine ;* mais, cependant, elles constituent déjà un terme d'acheminement vers la forme *Escharine* que nous trouverons encore plus développée dans la larve de *Chorizopora Brongnartii* (Pl. XI, fig. 13, 14 et 15).

Ces deux larves (*Cellaria fistulosa* et *C. salicornioïdes*) ont beaucoup de caractères communs, et, au premier abord, elles semblent ne différer que par la taille un peu plus réduite que présente celle de *C. salicornioïdes*. Toutes les deux, observées à l'œil nu, possèdent une coloration blanchâtre, et vues au microscope, elles présentent une couleur jaune plus ou moins teintée de vert. Elles sont courtes, ramassées sur elles-mêmes, et ont presque une forme sphérique. La couronne ciliée (*co*), striée longitudinalement, n'est plus limitée, comme dans les Bugules précédentes, par deux collerettes de vésicules ; le sillon palléal, peu profond, la sépare de la calotte (*cal*) qui, vue normalement (fig. 11), se montre pourvue d'une dépression centrale très accusée, autour de laquelle s'irradient des dépressions linéaires beaucoup plus faibles. Les cils de la calotte sont aussi, dans ces deux espèces, rigides et simples. La fente ciliée (*fc*) n'occupe plus une position tout à fait antérieure ;

elle est antéro-ventrale, et c'est là un caractère qui rapproche ces larves du type des *Escharines*. Le plumet vibratile est encore composé de cinq ou six flagellums, entièrement libres entre eux. Le système glandulaire supérieur (*sgs*) se distingue par transparence dans les deux cas. Enfin la face orale ou ventrale encore un peu réduite, comme dans le type des *Cellularines*, laisse voir par transparence le sac interne dont l'orifice extérieur est très faiblement marqué.

Cependant, ces deux larves diffèrent l'une de l'autre autrement que par leurs dimensions, et bien que les taches pigmentaires y soient en même nombre, leur distribution et leur forme permettent de distinguer facilement l'une de l'autre. A la surface de la couronne, on trouve, en effet, huit taches colorées en rouge vermillon (Pl. XI, fig. 10-12, *ta*), à chacune desquelles correspond une palette (*ba*), de structure semblable à celles décrites déjà chez *Bugula Sabatieri* et chez *Bugula turbinata*, et dont la taille varie avec l'étendue de la tache.

Dans la larve de *Cellaria fistulosa* (Pl. XI, fig. 10 et 11), ces huit taches sont situées sur un même plan transversal, légèrement oblique de haut en bas et d'avant en arrière, et sont symétriques deux à deux par rapport au plan sagittal médian. Deux d'entre elles, antérieures et placées un peu au-dessus et de chaque côté du système glandulaire supérieur, ont la forme d'un cœur à pointe inférieure ; elles paraissent être constituées par la réunion de deux parties, distinctes seulement à la base. Des six autres, latérales, trois de chaque côté, deux sont médianes par rapport aux quatre autres entre lesquelles elles sont situées ; les deux taches latérales médianes, à contour arrondi, sont un peu plus grandes que les taches antérieures ; enfin, les deux taches latérales postérieures sont beaucoup plus petites que les taches médianes, mais un peu plus grandes que les deux taches latérales antérieures.

Dans la larve de *Cellaria salicornioïdes* (Pl. XI, fig. 12), les taches pigmentaires sont plus irrégulièrement distribuées et non situées sur un même plan transversal. Deux sont encore antérieures et placées immédiatement au-dessus du système glandulaire, à peu près à égale distance de la fente ciliée et du bord supérieur de la couronne ; elles sont petites et arrondies. Dans les deux groupes latéraux formés par les six autres, la plus antérieure ne diffère pas des précédentes ; la deuxième, médiane, grande, est formée par

la réunion de deux taches circulaires, dont l'une plus petite que l'autre ; quant à la troisième, postérieure, elle est arrondie, simple et de mêmes dimensions que la partie la plus grande de la tache précédente.

La larve de *Chorizopora Brongnartii* (Pl. XI, fig. 13, 14 et 15), se rapproche beaucoup plus du type des *Escharines* que du type des *Cellularines*.

Sa forme est légèrement aplatie dorso-ventralement et la fente ciliée n'occupe qu'une faible partie de la face antérieure. Elle possède une coloration générale rose, un peu moins accentuée quelquefois que dans les figures, sur laquelle se distinguent nettement douze taches rouges.

La couronne (*co*) se montre subdivisée en tranches par des sillons longitudinaux assez marqués, correspondant aux limites des cellules qui la composent. Supérieurement (fig. 13 et 14) elle est limitée au sillon palléal (*spa*) et inférieurement (fig. 15) passe à l'épithélium ectodermique aboral sans autre transition que la perte des cils vibratiles et la disparition des sillons longitudinaux. Sur la face ventrale ou orale (fig. 15, *fo*), on remarque une légère dépression longitudinale (*osi*) correspondant à l'orifice du sac interne. La fente ciliée (fig. 14 et 15, *fc*), appartenant en partie à la face ventrale et en partie à la face antérieure, est peu allongée et assez profonde. Elle porte sur son bord antérieur le plumet vibratile (fig. 13-14, *plv*) au-dessus duquel on ne distingue plus l'aspect stelliforme du système glandulaire supérieur, mais un groupement de fines granulations rouges.

La calotte (fig. 13 et 14, *cal*) présente dans son centre de semblables granulations rouges, autour desquelles s'irradient des stries longitudinales. Elle porte des cils raides à extrémité simple.

Les taches pigmentaires, (fig. 13-15, *ta*) peuvent être considérées comme formant trois groupes : antérieur, latéral et postérieur. Le groupe antérieur comprend quatre taches disposées symétriquement par paires : deux sont placées de chaque côté de la fente ciliée et un peu au-dessous du plumet vibratile ; les deux autres sont situées un peu au-dessus des granulations pigmentées de la région du système glandulaire supérieur, et rapprochées de la ligne médiane où elles se confondent par leur extrémité inférieure terminée en pointe. Le groupe latéral ne comprend que deux taches de petite taille, ovoïdes, une de chaque côté du plan de symétrie.

beaucoup plus rapprochées du groupe antérieur que du groupe postérieur. Celui-ci est formé par six taches symétriques deux à deux, dont la moins postérieure est la plus grande et la plus éloignée de la face antérieure, la plus petite. Ces différentes taches, qui sont pourvues d'une petite palette striée et réfringente, sont assez régulièrement disposées de chaque côté d'un plan transversal légèrement oblique de haut en bas et d'avant en arrière, passant par la base du plumet vibratile et la dernière paire de taches postérieures.

La larve de *Schizoporella sanguinea* (Pl. XI, fig. 16 et 17) rentre complètement dans le type des *Escharines* de **Barrois**. Elle est aplatie ventralement et dorsalement, et la face postérieure ne présente plus un renflement aussi marqué que dans toutes les espèces précédentes. La couronne possède une longueur plus uniforme sur toute la périphérie de la larve, si ce n'est dans la région antérieure où elle est un peu rétrécie au niveau de la fente ciliée qui, ici, appartient à peu près totalement à la face ventrale.

La coloration générale rouge-brun de la larve, jointe aux très grandes dimensions qu'elle possède, en rendent la recherche très facile. Elle présente deux zones pigmentées en brun-foncé, occupant, l'une la portion supérieure, l'autre la portion inférieure de la couronne qui se trouve ainsi nettement délimitée. La zone pigmentée inférieure s'avance sur les bords latéraux de la fente ciliée et disparaît un peu avant d'en avoir atteint le bord supérieur.

La couronne, revêtue de cils assez longs, mais un peu moins abondants que dans les espèces précédentes, se montre découpée en tranches longitudinales assez épaisses indiquant le contour périphérique des cellules coronales. La calotte (fig. 16, *cal*), qui occupe une situation encore un peu antérieure, présente de fines stries rayonnant autour d'une dépression centrale ; elle est pourvue de cils rigides terminés en pointe simple. La face ventrale (fig. 17, *fo*), circulaire, présente une fente longitudinale (*osi*) : l'orifice du sac interne ; elle laisse voir par transparence les éléments renfermés dans la cavité larvaire, dont le contour polygonal est dû à la pression réciproque qu'ils exercent les uns sur les autres. La fente ciliée (*fc*) est assez allongée et grandement ouverte dans sa partie supérieure, au-dessus de laquelle est situé le plumet vibratile (*plv*).

La larve de *Bowerbankia pustulosa* (Pl. X, fig. 18 et 19) ne dif-

fère que par la coloration de la larve d'*Amathia semiconvoluta*. L'une et l'autre se rapportent, d'ailleurs, à la description qu'a donnée **Barrois** (77) de la larve de *Serialaria* (*Amathia*) *lendigera*, (p. 205-207). La dernière, en particulier, ne présente aucune différence et se rapporte exactement aux caractères indiqués par cet auteur pour *Serialaria lendigera*, sauf que la coloration générale est brune.

Quant à la larve de *Bowerbankia pustulosa*, elle se distingue de ces dernières par l'existence de bandes longitudinales périphériques colorées en jaune, que l'on constate quand on examine la larve par transparence. Observée par la face antérieure (fig. 19) elle montre quatre bandes méridiennes, jaunes, reliées deux à deux par une bande transversale. Deux de ces bandes entourent le système glandulaire supérieur (*sgs*), la fente ciliée (*fc*) et la dépression du sac interne (*osi* : les deux autres occupent la périphérie. Observée, au contraire, latéralement (fig. 18), on ne reconnaît que deux bandes longitudinales périphériques reliées par une bande transversale. Ces parties colorées correspondent, comme nous le verrons bientôt, au plexus fibrillaire sous-ectodermique.

Le grand caractère des larves de *Bowerbankia* et d'*Amathia*, qu'il faut rapporter au type des *Vésicularines* de **Barrois**, consiste dans le déplacement à peu près complet de la région aborale de l'embryon sur la face antérieure de la larve, et dans les dimensions exagérées de la longueur des cellules de la couronne (*co*) qui occupent presque toute la surface larvaire. Celles-ci, dont on ne retrouve pas les limites extérieures, sont revêtues de cils assez étroitement distribués. La calotte (*cal*), peu saillante, ne se distingue de la couronne que par le sillon palléal (*spa*) qui est très rétréci.

Tels sont les principaux caractères que j'ai relevés dans la morphologie externe de quelques-unes des larves libres que j'ai observées. Il en est encore une dont **Barrois** a donné une description assez minutieuse, sur laquelle je crois devoir présenter quelques considérations venant compléter ou corriger les observations de cet auteur. **Barrois** décrit dans la larve de *Scrupocellaria scruposa*, « trois paires de taches pigmentaires d'une couleur carmin, disposées en une seule ligne : la première, située un peu en arrière du plumet ciliaire, porte un gros cristallin ; la dernière, située au niveau de l'estomac, présente une touffe de courts flagellums ; la

troisième, placée entre les deux précédentes, est plus petite et porte une espèce de petite tige cristalline (Pl. X, fig. 8). J'ai représenté la larve de *Scrupocellaria scruposa* dans les figures 7-9 (Pl. XI), et, ainsi qu'on pourra le voir, les trois paires de taches pigmentaires sont loin de se trouver sur la même ligne : les deux taches moyennes sont beaucoup plus rapprochées du bord de la couronne que les deux taches antérieures et surtout que les deux taches postérieures. De plus, **Barrois** montre dans sa figure, une seule des taches antérieures, et laisse supposer que celle qui lui est symétrique en est plus ou moins éloignée, ce qui n'est pas le cas. Les deux taches antérieures sont, en effet, très rapprochées l'une de l'autre et même en contact. Il y a donc lieu de se demander s'il n'y a pas eu confusion d'espèces et si la larve décrite par cet auteur ne doit pas être rapportée à une *Scrupocellaria* autre que *S. scruposa*.

VII. — Structure anatomique de la larve

L'organisation de la larve libre possède les mêmes caractères essentiels que celle de l'embryon parvenu au stade qui précède son éclosion. Mais il est un fait constant dont on doit tenir compte dans cette étude, c'est que la structure de la larve présente toujours de légères différences, suivant le moment de son existence libre auquel on la considère. Une larve de *Lepralia Pallasiana*, par exemple, fixée par les réactifs immédiatement après sa mise en liberté, n'offre pas une structure identique en tous points à celle d'une larve de la même espèce, fixée quelque temps après sa sortie de la cavité d'incubation. Il se produit, en effet, entre le dernier stade de la période embryonnaire et la première phase de la métamorphose de la larve, une série de phénomènes intracellulaires qui apportent des modifications plus ou moins importantes à l'organisation interne de la larve. C'est dire que la métamorphose larvaire ne commence pas seulement avec la fixation de la larve. Elle débute aussitôt que le développement embryonnaire prend fin, et se continue sans interruption jusqu'à la transformation définitive de la larve en oozoïde. D'autre part, ces modifications ne s'effectuent pas dans toutes les espèces avec la même intensité, et la couronne, par exemple, qui dans telle espèce aura perdu ses limites cellulaires au moment de

l'éclosion de la larve, pourra présenter, dans une autre espèce, au contraire, sa structure embryonnaire à cellules distinctes.

Il résulte de ces faits que, dans l'étude de l'anatomie larvaire, il est utile de ne pas oublier que les différences observées dans l'histologie des parties constitutives de la larve sont dues, le plus souvent, aux changements plus ou moins accentués qu'éprouvent ces parties, en rapport avec la formation de l'oozoïde. Il est donc encore utile de faire connaître la structure que présentent les organes dans l'embryon adulte et d'indiquer les modifications qu'ils subissent avant le moment de la fixation de la larve.

J'adopterai dans cette description l'ordre que j'ai déjà suivi à propos de la *Bugula Sabatieri*, et je passerai successivement en revue les divers organes formés aux dépens de l'ectoderme et ceux dérivés de l'endoderme.

§ 1er. — Couronne

Chez les Chéilostomes et les Cténostomes, la *couronne* est constituée par une seule rangée de cellules aplaties les unes contre les autres, disposées à la périphérie de la larve, à la manière de minces tranches méridiennes, tronquées aux deux extrémités. Extérieurement, elles sont revêtues d'une cuticule portant de nombreux cils vibratiles. Dans les larves du type *Cellularine* parmi les Chéilostomes (*Bugula*, *Scrupocellaria*, *Caberea*), et du type *Vésicularine* parmi les Cténostomes (*Bowerbankia*, *Amathia*), les cellules coronales sont très longues et occupent la plus grande partie de la surface larvaire. Sur la face antérieure et au niveau de l'organe piriforme qu'elles enclavent complètement, elles sont beaucoup moins développées. Dans les larves du type *Escharine* (*Lepralia*, *Microporella*, *Schizoporella*), les cellules de la couronne ont une taille beaucoup plus réduite et il n'existe pas une différence aussi grande entre celles de la face antérieure et celles des autres parties de la larve. Enfin, dans les formes chéilostomes que j'ai signalées comme pouvant établir une transition entre les *Cellularines* et les *Escharines* (*Cellaria*, *Chorizopora*), les éléments constitutifs de la couronne présentent des dimensions intermédiaires, ni longs, ni courts.

Sur les coupes transversales et longitudinales des embryons adultes, les cellules de la couronne, toujours nettement distinctes entre elles, se montrent constituées par un protoplasme renfermant

de nombreuses granulations vitellines, plus grosses et plus nombreuses à la périphérie qu'à la partie profonde, et par un noyau ovoïde, allongé, pourvu d'un nucléocle bien apparent (Pl. X, fig. 6, 7, 10, 11 et 12, *co*). Extérieurement, le protoplasme est limité par la cuticule ciliée, tandis qu'intérieurement le contour cellulaire est confondu avec le plexus fibrillaire sous-ectodermique.

Le plus généralement, dans la larve libre, la couronne a perdu en partie sa structure cellulaire. A l'exception de la cuticule qui persiste, toutes les membranes cellulaires montrent des signes bien évidents de résorption (Pl. XII, fig. 8, 12 et 16, *co*). Le protoplasme, moins riche en granulations vitellines que chez l'embryon, semble se disperser dans les mailles du plexus sous-jacent où l'on trouve un assez grand nombre de granules protoplasmiques et d'éléments vitellins. Le noyau a perdu de sa netteté primitive ; il ne se colore que faiblement dans les teintures. Chez certaines espèces, telles que *Bugula avicularia* (Pl. XII, fig. 5), *B. turbinata*, *B. calathus* et *Scrupocellaria scruposa* (Pl. XII, fig. 6), on ne trouve plus aucune trace des membranes cellulaires latérales et du noyau. La couronne se montre alors constituée par une couche continue de protoplasme, limitée extérieurement par la cuticule, et plus ou moins confondue intérieurement avec le réseau fibrillaire du plexus. Nous avons déjà constaté le même fait dans la larve de la *Bugula Sabatieri* (p. 91 et 92).

Dans la larve de *Bugula neritina*, la couronne conserve sa structure embryonnaire pendant toute la durée de l'existence libre de la larve (Pl. XII, fig. 1, 2 et 3), et, jusqu'au moment de la fixation de cette dernière, les cellules coronales possèdent un contour nettement défini. Sur les coupes transversales (Pl. XII, fig. 2, *co*), elles sont bien distinctes les unes des autres, et leur section, légèrement élargie du côté de la cuticule, se rétrécit de plus en plus du côté opposé, s'effile, et entre dans la constitution du plexus sous-jacent. La figure 3 (Pl. XII) représente une portion fortement grossie d'une section transversale de la couronne, passant dans la région occupée par les noyaux. Elle montre, au-dessous de la cuticule (*cu*), un certain nombre de cellules (*co*) dont la partie rétrécie se renfle autour du noyau, pour s'effiler de nouveau un peu plus profondément et se subdiviser ensuite en deux branches délicates qui s'anastomosent avec les subdivisions des cellules voisines. Ces branches constituent un réseau assez serré (*a*) se confondant avec une couche fibrillaire

sous-jacente (*b'*), appartenant au plexus sous-ectodermique. Sur les coupes longitudinales, les limites cellulaires profondes sont beaucoup plus difficiles à déterminer. Il semble que le bord interne des cellules coronales soit plus ou moins déchiqueté, et que chacun des lambeaux qui, à mon avis, correspondent aux prolongements bifurqués des sections transversales, entre dans la constitution du plexus.

§ 2. — Collerettes vésiculeuses

Nous avons constaté dans la morphologie externe des larves de *Bugula Sabatieri* (Pl. XI, fig. 1, 2 et 3, *b*, *b'*), *B. turbinata* (Pl. XI, fig. 4 et 5, *b*, *b'*) et *B. neritina* (Pl. XI, fig. 6, *b*), l'existence de petits corps vésiculaires pédiculés, disposés sur deux rangées circulaires : l'une, supérieure (*b*), placée immédiatement au-dessus de la couronne, forme un cercle complet entourant la calotte dont il est séparé par le sillon palléal ; l'autre, inférieure, formant un cercle incomplet, ouvert dans la région antérieure de la larve, sépare la couronne de l'ectoderme oral ou ventral. De semblables rangées de vésicules, que j'ai déjà désignées sous le nom de *collerettes vésiculeuses*, ont été signalées par **Nitsche** (70) et **Barrois** (77) dans quelques autres espèces. Je les ai observées aussi dans la larve libre de *Bugula avicularia*, avec les mêmes dispositions, et dans la larve de *Scrupocellaria scruposa* (Pl. XI, fig. 7 et 8, *b*) où la rangée supérieure, seule, est représentée.

Ces corps vésiculaires se retrouvent sur les coupes des embryons et des larves, et j'ai remarqué l'existence d'une collerette supérieure dans l'embryon de *Membranipora Flemingii* (Pl. X, fig. 10, *b*).

Leur structure histologique, ainsi qu'on peut en juger sur les coupes longitudinales représentées par les figures 10 (Pl. X, *b*, *b'*), 1, 5 et 6 (Pl. XII, *b*, *b'*), est simple. Ce sont des cellules renfermant une, très rarement deux vésicules refoulant le protoplasme dans la partie profonde de la cellule, ainsi que le noyau qui ne se distingue pas toujours nettement. Par suite de la très faible épaisseur de la membrane cellulaire, on comprend facilement que, sur le vivant, ces vésicules cellulaires puissent faire saillie à l'extérieur sous la forme pédiculée que nous leur connaissons.

§ 3. — Organe piriforme

Sous le nom d'*organe piriforme*, **Barrois** a désigné l'ensemble assez complexe des organes différenciés aux dépens de la partie antérieure de l'ectoderme oral, qui, dans les larves, constitue la partie enclavée par les cellules coronales au niveau de la face antérieure. L'organe piriforme comprend les deux systèmes glandulaires, la papille du plumet vibratile et l'épithélium limitant la portion inférieure de la fente ciliée. Ces différentes parties se retrouvent dans tous les embryons et dans toutes les larves chéilostomes et cténostomes.

Le *système glandulaire supérieur*, situé immédiatement au-dessous des cellules de la couronne, correspond extérieurement à la petite dépression, la fossette supérieure, qui est placée au-dessus de la papille du plumet vibratile. Il est constitué histologiquement par un amas de cellules très allongées dont l'extrémité périphérique, rétrécie, aboutit à la fossette supérieure, et dont l'extrémité profonde est légèrement renflée. Chacune de ces cellules possède dans l'embryon, un noyau assez distinct (Pl. X, fig, 3, 6, 7, 8, 11, 12, *sgs*), que l'on peut constater encore sur les coupes de quelques larves libres, telles que celle de *Lepralia Pallasiana* (Pl. XII, fig. 10), mais qui, le plus souvent, semble avoir disparu dans ces dernières (Pl. XII, fig. 1, 5, 7, 13, 15 et 16, *sgs*). Sur les coupes traitées par l'hématoxyline et l'éosine, ces cellules, dans l'embryon adulte comme dans la larve libre, se montrent très fortement colorées par l'hématoxyline, et il est bien difficile d'en pénétrer la structure intime, car la coloration en est uniforme.

Le *système glandulaire inférieur* est constitué par des éléments semblables aux précédents et se comportant de la même manière avec les teintures. Il ne diffère du système glandulaire supérieur que par sa position et sa disposition trilobée. Les cellules y sont, en effet, groupées en trois lobes dont l'un, médian et supérieur, se porte vers le système supérieur dans lequel il est en partie engagé, et les deux autres sont latéraux et inférieurs. Ces deux derniers lobes, nettement distincts dans la partie profonde, se confondent à la périphérie en une partie rétrécie et incurvée en fer à cheval (Pl. XII, fig. 15, *sgi*). Sur les coupes longitudinales médianes d'embryons (Pl. XI, fig. 6, 7, 8, 11, 12) et sur de semblables coupes dans

les larves (Pl. XI, fig. 1, 5, 6, 10, 13), le système glandulaire inférieur (*sgi*) est seulement représenté par le lobe médian. Dans la figure 11 (Pl. XII) représentant une section transversale et partielle de la larve de *Lepralia Pallasiana*, pratiquée au niveau de la papille du plumet vibratile, on peut voir le lobe médian du système glandulaire inférieur (*sgi*), placé entre les deux extrémités du massif glandulaire supérieur (*sgs*).

La *papille du plumet vibratile* qui sépare les deux systèmes glandulaires, est formée par un épithélium cylindrique recouvert extérieurement d'une cuticule portant de nombreux et longs cils vibratiles. Les éléments constitutifs de cet épithélium sont très étroits et s'effilent à leur extrémité profonde en un prolongement qui se confond avec le plexus fibrillaire sous-ectodermique. Sur les coupes longitudinales et transversales d'embryons (Pl. X, fig. 6, 8, 11 et 12, *pplv*), ces cellules, assez distinctes les unes des autres, se montrent pourvues d'un noyau allongé prenant bien les colorants. Sur les coupes de larves libres, les caractères histologiques de la papille sont bien différents et rappellent un peu ce que nous avons constaté dans la couronne. Chez quelques larves, telles que *Bugula avicularia* (Pl. XII, fig. 5), *B. calathus*, *Amathia lendigera* (Pl. XII, fig. 13) et *Bowerbankia pustulosa*, on distingue encore les membranes cellulaires dans l'épithélium du plumet vibratile, mais les noyaux paraissent avoir disparu. Au contraire, dans *Bugula neritina* (Pl. XII, fig. 1), *Scrupocellaria scruposa* (Pl. XII, fig. 6), *Cellaria fistulosa*, *C. salicornioïdes*, *Lepralia Pallasiana* (Pl. XII, fig. 10 et 11) et *Schizoporella sanguinea*, la papille du plumet vibratile (*pplv*) présente encore sa structure embryonnaire.

Dans tous les cas, et quelle que soit la structure de l'épithélium papillaire, les cils vibratiles portés par la cuticule qui revêt ce dernier sont beaucoup plus nombreux que les flagellums dont nous avons constaté l'existence dans la morphologie externe de la larve libre ; ils sont tous très délicats et ne diffèrent des cils vibratiles de la couronne que par une longueur un peu plus grande. Il résulte de ce fait que les flagellums du plumet vibratile, et nous verrons qu'il en est de même pour les palettes portées par les taches pigmentaires, sont constitués par le groupement de plusieurs cils vibratiles agglutinés entre eux.

La structure de l'épithélium de la *fente ciliée* partage tous les caractères histologiques de l'épithélium de la papille. Comme ce

dernier, il est constitué dans l'embryon (Pl. X, fig. 6, 8, 11 et 12, *fc*) par un épithélium cylindrique dont la hauteur des éléments va diminuant de la partie supérieure à la partie inférieure. Il est revêtu d'une mince cuticule ciliée. Chacune des cellules constitutives se colore faiblement, renferme un protoplasme très peu granuleux, presque hyalin, et un noyau ovoïde allongé, généralement bien coloré. Par leurs extrémités profondes, effilées, ces cellules épithéliales entrent dans la constitution du plexus sous-jacent. Sur les coupes de larves libres, cet épithélium présente des modifications assez importantes. A la partie profonde de la fente ciliée (Pl. XII, fig. 2 et 16, *fc*), il est complètement transformé en une substance granuleuse se colorant faiblement par les réactifs, limitée extérieurement par la cuticule et se dispersant intérieurement dans le réseau sous-ectodermique. Sur les parties latérales, au contraire, sa structure épithéliale primitive (Pl. XII, fig. 2, 8 et 12, *fc*) est encore apparente. Cette différenciation se remarque dans toutes les larves libres, et l'on peut en juger encore par les coupes longitudinales que représentent les figures 5, 6, 10 et 13 (Pl. XII) dans lesquelles, à la partie profonde de la fente ciliée (*fc*), correspond une substance finement granuleuse où, quelquefois, l'on peut distinguer des stries (fig. 5) indiquant une constitution cellulaire en voie de disparition.

§ 4. — Ectoderme oral ou ectoderme ventral

J'ai dit à propos de la larve de *Bugula Sabatieri* (p. 74) qu'il était difficile de définir la constitution de la paroi ventrale. Il en est de même dans toutes les autres larves où l'ectoderme oral semble s'être transformé en une couche continue de protoplasme dans lequel existent des noyaux dégénérescents. Dans *Bugula neritina* (Pl. XII, fig. 1), cette portion de la larve présente encore une constitution cellulaire ; elle est formée par un épithélium pavimenteux à éléments nettement délimités et à noyaux assez distincts. Une semblable structure se retrouve dans les derniers stades embryonnaires, ainsi que l'indiquent les figures 6, 8, 10 et 12 (Pl. X) en *ecto*.

§ 5. — Sac interne

Le sac interne, dont la forme ne varie pas lorsque l'embryon passe à l'état de larve libre, offre un très grand développement dans

les *Cellularines* où sa paroi profonde s'invagine dans la cavité propre de l'organe, de manière à le transformer en une sorte de coupe à double paroi (Pl. XII, fig. 1, 5 et 6, *si*). Dans les autres larves chéilostomes, cette invagination est beaucoup moins accentuée (Pl. X, fig. 7, 8, 11 et 12 ; Pl. XII, fig. 7 et 10, *si*), à l'exception cependant de *Membranipora Flemingii* (Pl. X, fig. 10) où la forme du sac interne est intermédiaire entre celle de ces dernières et celle des larves *Cellularines*. Enfin, l'invagination n'est même pas accusée chez les *Vésicularines* (Pl. XII, fig. 13, *si*).

Dans l'embryon comme dans la larve, le sac interne comprend deux parties qui se différencient immédiatement après sa formation (Pl. X, fig. 3). L'une de ces parties, profonde, limite la cavité de l'organe ; l'autre, périphérique, plus ou moins développée, correspond à l'orifice d'invagination. La première, pendant toute la période embryonnaire, montre la structure assez nettement définie d'un épithélium cylindrique, tandis que, dans la larve libre, si l'on distingue encore les membranes cellulaires, on ne trouve généralement pas de noyaux (Pl. XII, fig. 1, 2, 5 et 6, *si*), et, lorsqu'ils existent, ils sont toujours peu apparents et faiblement colorés par les réactifs (Pl. XII, fig. 7, 10 et 12, *si*) ; chez les larves *Vésicularines* (Pl. XII, fig. 13 et 15), cependant, l'épithélium du sac interne conserve en grande partie sa structure épithéliale. Quant à la partie périphérique, elle se transforme rapidement dans l'embryon en une substance finement ou grossièrement granuleuse, suivant les espèces, qui augmente de plus en plus aux dépens de l'épithélium qui se détruit ; elle se retrouve dans la larve sous la forme d'un tampon placé à l'entrée de la cavité du sac (différentes figures des Pl. X et XII sous l'indication *d*) qu'il occupe même complètement dans les *Vésicularines* (Pl. XII, fig. 13 et 15, *d*).

§ 6. — Manteau

Le *manteau* est la partie de l'ectoderme aboral qui s'invagine entre la calotte et la couronne, et forme le sillon palléal ou la gouttière palléale, dont la profondeur est très variable suivant les espèces. Il est constitué par une couche continue de protoplasme renfermant des noyaux plus ou moins nombreux, disposés sur un ou deux plans, dans laquelle on ne distingue pas de limites cellulaires. Sa structure est toujours la même, soit qu'on le considère

dans l'embryon avant qu'il ne se soit invaginé (Pl. X, fig. 5, 6, 7, 8, 11 et 12, *c*), soit qu'on l'examine après son invagination, dans l'embryon ou dans la larve (Pl. X, fig. 8 et 10 ; Pl. XII, fig. 1, 5, 6, 7, 10, 13, 15 et 16 — *spa*).

Le sillon palléal est peu développé dans les *Cellularines ;* il l'est beaucoup plus dans les formes chéilostomes intermédiaires et dans les *Escharines ;* mais c'est surtout dans les *Vésicularines*, parmi les Cténostomes, que son développement est le plus considérable. Chez ces dernières, il forme une véritable cavité dans la masse de la larve dont il occupe à peu près toute la longueur postérieurement et latéralement, se raccourcissant brusquement au niveau antérieur (Pl. XII, fig. 13 et 16, *spa*) où il forme un sillon peu profond.

§ 7. — Calotte

Chez toutes les *Cellularines*, la *calotte* présente la même structure que dans la larve de *Bugula Sabatieri*, structure identique, d'ailleurs, à celle qu'offrent les embryons adultes des mêmes espèces.

Elle comprend une partie centrale, l'*organe nerveux*, que je décrirai avec le système neuro-musculaire, et une partie périphérique, l'*épaississement ectodermique*. Celui-ci est formé par un massif de cellules fusiformes, à éléments supérieurs disposés en séries radiaires autour de l'organe nerveux, et terminés à leur extrémité périphérique par une légère dilatation aplatie contre la cuticule limitante qui revêt la calotte. Entre chacune de ces séries radiaires existent des intervalles qu'occupent les prolongements périphériques des cellules constituant l'organe nerveux central. Les éléments profonds du massif sont en relation par leur extrémité profonde avec l'épaississement mésodermique sous-jacent (Pl. XII, fig. 1, 5 et 6, *epe*).

Dans toutes les autres formes larvaires des Chéilostomes (*Cellularia fistulosa* = Pl. XII, fig. 7 ; *Lepralia Pallasiana* = Pl. X, fig. 7, et Pl. XII, fig. 10 ; *Membranipora Flemingii* = Pl. X, fig. 10 ; *Microporella ciliata* = Pl. X, fig. 11 ; *Microporella Malusii*, Pl. X, fig. 12, et *Schizoporella sanguinea*, Pl. X, fig 8), la calotte comprend encore l'organe nerveux central (*onc*) et l'épaississement ectodermique périphérique (*epe*). Mais ce dernier devient de plus en plus simple au fur et à mesure que l'on se rapproche du type *Escharine* proprement dit, tel qu'il est réalisé dans *Lepralia Pallasiana*.

L'épaississement ectodermique perd de son importance, et ce n'est que dans la partie tout à fait périphérique que l'on peut y distinguer la superposition d'au moins deux éléments cellulaires. Ceux-ci ne présentent plus la forme allongée qu'ils possèdent dans les *Cellularines*, et sont même peu distincts entre eux. Cependant, on peut encore observer la sériation radiaire à laquelle il faut attribuer les dépressions que l'on constate sur la calotte quand on l'observe normalement.

Enfin, dans les *Vésicularines* où la calotte est très réduite, on distingue assez facilement sur les coupes longitudinales (Pl. XII, fig. 13), l'organe nerveux central (*onc*), faiblement différencié par rapport à la couche cellulaire unique qui forme la partie périphérique (*epe*), et qui correspond à l'épaississement ectodermique des autres larves.

§ 8. — Système neuro-musculaire

La description assez étendue que j'ai faite du *système neuro-musculaire* de la larve de *Bugula Sabatieri* (p. 96-102), me dispense d'entrer ici dans les mêmes détails. Dans toutes les larves des Chéilostomes et des Cténostomes que j'ai étudiées, ce système se retrouve avec des dispositions identiques. L'organe nerveux central, toujours distinct du reste de la calotte par la faible coloration de ses éléments constitutifs, est relié à l'organe piriforme au moyen de deux faisceaux de fibrilles nerveuses et musculaires aboutissant au niveau de la partie supérieure de la fente ciliée, immédiatement au-dessous du système glandulaire inférieur (Pl. X, fig. 6, 8, 11 et 12 Pl. XII, fig. 1, 5, 6, 10 et 13 — *fnm*). Ces faisceaux, qui, sur leur trajet, donnent chacun un tractus de même nature se rendant à la face profonde de la papille du plumet vibratile, perdent leur constitution fasciculée dans le voisinage de l'organe piriforme. Leurs éléments fibrillaires musculaires s'insèrent sur la cuticule de la fente ciliée, tandis que les fibrilles nerveuses se distribuent en un lacis plus ou moins serré, englobant les deux systèmes glandulaires (Pl. XII, fig. 11, *pfse*), et se continuent à la périphérie de l'organe piriforme où elles forment un réseau plus ou moins dense occupant la face profonde de la couronne. Ce réseau m'a paru faire toujours défaut au-dessous de l'ectoderme ventral ; mais, le confondant avec le lacis de l'organe piriforme dont il n'est que l'épanouissement, j'ai désigné ce réseau sous le nom de *plexus sous-ectodermique*.

L'existence du plexus sous-ectodermique, bien évidente dans la région antérieure de la larve, est d'une observation un peu plus délicate dans les autres parties. Cependant, on l'y distingue encore, grâce à la présence des cellules nerveuses qu'il renferme, et à l'aide des forts grossissements ; et sur des préparations minces, bien colorées, on reconnaît les fibrilles qui entrent dans sa constitution. Dans certaines espèces, telles que *Bugula neritina*, *Bowerbankia pustulosa*, *Amathia lendigera* et *A. semiconvoluta*, j'ai toujours constaté un épaississement équatorial de ce plexus, formant comme une sorte de ceinture (Pl. XII, fig. 15), dans laquelle existent quelques fibrilles musculaires lisses, comparables à celles des faisceaux. Ces dernières dispositions me paraissent devoir être considérées comme générales, bien que je ne les aie pas retrouvées sur toutes mes coupes ; car c'est à ces fibres musculaires que doivent être rapportées les contractions suivant une ligne équatoriale que l'on constate dans toutes les larves en vie.

Quant à la structure des éléments qui constituent le système neuro-musculaire, je n'aurai rien à ajouter à ce que j'en ai dit chez *Bugula Sabatieri*. Toutefois, j'ai pu dans *Bugula neritina* préciser les relations des cellules coronales avec le plexus fibrillaire sous-jacent. La figure 3 (Pl. XII) représente une partie fortement grossie d'une section transversale de cette larve, passant dans la région des taches pigmentaires. Elle montre les cellules coronales (*co*) occupant la périphérie, avec les extrémités profondes subdivisées et entrant dans la constitution d'un réseau (*a*) dont les branches anastomotiques, variqueuses, se confondent plus intérieurement avec les fibrilles nerveuses sous-jacentes (*c*), dans l'intervalle desquelles on peut constater la présence de quelques cellules nerveuses. Ainsi donc, le système fibrillaire sous-ectodermique se trouve intimement lié aux cellules coronales, et par elles se trouve en relation avec le milieu extérieur.

§ 9. — Taches pigmentaires

Sur les coupes, la structure des taches pigmentaires est assez vague, et il est bien difficile de se prononcer à cet égard. Dans la *Bugula neritina* (Pl. XII, fig. 1 et 2, *ta*) où elles sont très développées, elles sont constituées par un massif d'éléments polygonaux prenant peu les colorants, dans lesquels on distingue une petite

granulation centrale. Extérieurement, le massif est revêtu par une très mince cuticule s'invaginant dans la partie centrale de la tache, où elle forme une petite papille ciliée. Intérieurement, il est entouré par le plexus fibrillaire, mais il m'a été impossible de distinguer les relations de ce dernier avec les éléments à contours polygonaux de la tache.

Dans les autres espèces (*Scrupocellaria scruposa*, *Cellaria salicornioïdes*, *C. fistulosa* (Pl. XII, fig. 7, *ta*) et *Bugula avicularia*), à chaque tache oculaire correspond un certain nombre de cils vibratiles résultant de la décomposition des palettes que l'on observe sur le vivant ; mais, au-dessous de la cuticule, on ne distingue qu'un feutrage assez dense qui, dépourvu de granulations vitellines, tranche sur le tissu coronal environnant.

Ces taches ont été considérées par beaucoup d'auteurs comme des organes de la vision, et je partage cette opinion. Il est tout naturel de penser que les palettes remplissent le rôle de cristallin et que le pigment déposé dans l'intérieur du réticulum joue le rôle de rétine, mais les relations du système nerveux sous-ectodermique avec ce réticulum sont trop indécises pour que je puisse être affirmatif à leur sujet.

§ 10. — Epaississement mésodermique

Ainsi que nous l'avons vu dans l'étude du développement embryonnaire, l'épaississement mésodermique est formé par la différenciation d'éléments endodermiques qui ont perdu leurs granulations vitellines. Très développé dans toutes les larves du type *Cellularine* (Pl. XII, fig. 5 et 6, *epm*), il est moins important dans *Cellaria salicornioïdes* et *C. fistulosa* (Pl. XII, fig. 7, *epm*), où il est formé par une seule couche de cellules. Il est cependant représenté dans toutes les larves des Chéilostomes et des Cténostomes. On le trouve déjà, en effet, dans l'embryon de *Membranipora Flemingii* (Pl. XI, fig. 10), *Microporella ciliata* (Pl. X, fig. 11), *Microporella Malusii* (Pl. X, fig. 12), *Lepralia Pallasiana* (Pl. X, fig. 7), et *Schizoporella sanguinea* (Pl. X, fig. 8) en *epm*, où il est représenté par un nombre plus ou moins grand de cellules formant sur les coupes longitudinales, un petit massif cellulaire occupant tout à fait la périphérie de la calotte, à côté du manteau. Il est un peu plus apparent dans la larve libre (Pl. XII, fig. 10, *epm*), mais occupe toujours

la même situation. Dans les larves des Cténostomes, il est encore représenté par un très petit nombre d'éléments (Pl. XII, fig. 13 et 15, *epm*) placés au contact de la paroi palléale et au niveau supérieur du sillon palléal.

§ 11. — Eléments libres de la cavité larvaire

Nous avons déjà vu que dans les dernières phases du développement embryonnaire, quelques-unes des cellules endodermiques se transformaient progressivement en éléments mésodermiques à forme mésenchymateuse. Ces différenciations s'effectuent d'une manière assez variable suivant les espèces, et il est même un certain nombre de ces dernières chez qui elles ne se produisent que dans les phases post-larvaires.

Dans *Cellaria fistulosa*, *C. salicornioïdes*, *Lepralia Pallasiana* et *Schizoporella sanguinea*, le contenu de la cavité générale de la larve diffère peu de celui de la cavité embryonnaire dans les premiers stades du développement. Dans l'une comme dans l'autre, on ne rencontre qu'une seule forme d'éléments, caractérisés par leur richesse plus ou moins grande en granulations vitellines. Ces éléments, dont on peut constater la structure uniforme sur la figure 8 (Pl. X) et sur les figures 7, 8, 10 et 12 (Pl. XII) sont constitués, ainsi que le représentent les figures 9 (Pl. X) et 9 (Pl. XII), par un amas plus ou moins dense de granulations vitellines masquant le plus généralement le noyau, entouré d'une fine membrane.

Il n'en est pas de même dans *Bugula avicularia*, *B. calathus*, *B. turbinata*, *Bowerbankia pustulosa*, *Amathia lendigera*, et *Amathia semiconvoluta*, où, à des stades embryonnaires assez jeunes, on peut déjà observer quelques éléments mésenchymateux. On les distingue nettement sur la figure 3 (Pl. X) se rapportant à une coupe d'embryon de *Bugula calathus*, dans laquelle ils se montrent sous l'aspect de cellules vésiculeuses (*cv*) bien comparables aux leucocytes vésiculaires du bryozoïde adulte. Ils sont encore bien mieux représentés sur la coupe d'une larve de *Bugula avicularia* (Pl. XII, fig. 5), où ils sont groupés en une couche périphérique (*cv*) située immédiatement au-dessous du plexus sous-ectodermique. Enfin, on peut les reconnaître en *cv* dans la figure 15 (Pl. XII) se rapportant à *Bowerbankia pustulosa*, et ils ont été représentés à un plus fort grossissement en *a* (Pl. XII, fig. 15) pour *Amathia lendigera*.

et en *b* et *c* (fig. 17) pour *B. pustulosa*, à côté d'éléments endodermiques non différenciés.

Dans la larve de *Bugula neritina* (Pl. XII, fig. 1 et 2) qui conserve une grande partie de ses caractères embryonnaires, les différenciations des éléments endodermiques sont beaucoup moins accusées. Cependant, il est encore possible, à la périphérie de la cavité de la larve, de découvrir sur les coupes quelques formes transitionnelles. La figure 4 (Pl. XII) représente quelques-uns de ces éléments périphériques. Il est facile de distinguer en *a* les cellules endodermiques, telles qu'on les rencontre dans les divers stades embryonnaires, riches en granulations vitellines masquant complètement le noyau. Celles-ci sont déjà moins nombreuses dans les formes *b* et *c*, où le protoplasme possède une structure grossièrement réticulée ; elles ont complètement disparu dans les éléments *d*, dont le réticulum protoplasmique très délicat est à peine apparent, mais dont le noyau est bien visible. Avec eux, on trouve aussi des formes allongées *f*, renfermant de grosses granulations vitellines, rappelant beaucoup les leucocytes sphérulaires, et des éléments, tels que *e*, dans lesquels le vitellus occupe toute la cavité cellulaire et leur donne un aspect homogène et réfringent très caractéristique.

Il résulte donc qu'en dehors de l'épaississement mésodermique qui ne se différencie lui-même que tardivement, les éléments endodermiques se trouvent encore grandement représentés, et quelquefois exclusivement, dans la cavité générale de la larve libre, et que les éléments mésodermiques n'apparaissent que dans les derniers stades embryonnaires, si, toutefois, leur différenciation n'est pas reportée aux stades post-larvaires.

§ 12. — Historique et Discussion

Je n'entrerai pas dans un long exposé des opinions émises par les différents auteurs sur la structure de la larve des Ectoproctes marins. La plupart de ces opinions, d'ailleurs, se rapportent plutôt à l'organogénie proprement dite de la larve qu'à l'histologie des organes larvaires, et celles-là ont été déjà analysées à propos du développement embryonnaire. Les observations relatives à la structure histologique sont, en effet, très réduites et à l'exception des travaux de **Harmer** et de **Prouho**, on ne possède que des descriptions incomplètes à cet égard.

Harmer (87), dans son étude embryogénique de l'*Alcyonidium polyoum*, a été le premier à signaler l'existence d'un système nerveux embryonnaire chez les Ectoproctes, et, avec juste raison, il a supposé qu'un semblable système existait dans la larve de *Bugula calathus*, par le simple examen des figures qu'en a données **Vigelius** (86). Un faisceau de fibres nerveuses, bordées latéralement de cellules ganglionnaires, en rapport d'une part avec l'épiblaste dorsal, et d'autre part avec les cellules de l'organe piriforme et aussi avec les cellules de la couronne, telle est la constitution reconnue par **Harmer** au système nerveux de l'*Alcyonidium polyoum*. Quant aux autres parties de l'organisation larvaire, cet auteur ne donne que peu ou pas de détails sur leur structure ; mais, de l'analyse des figures qui accompagnent son étude, il ressort clairement que la plupart de ces parties sont en voie de dégénérescence.

Les observations de **Prouho** (90) sur la larve de *Flustrella hispida* sont beaucoup plus complètes et beaucoup plus précises à tous égards. Et d'abord, bien que portant sur une larve d'espèce ovipare, qui par ses caractères extérieurs diffère très sensiblement des formes larvaires d'espèces vivipares que j'ai étudiées, ces observations démontrent que, à l'exception du sac intestinal — dont je n'ai pas signalé la présence chez ces dernières, mais qui a été décrit par **Harmer** dans la larve de l'*Alcyonidium polyoum*, — tous les autres organes de la larve de *Flustrella hispida* sont représentés dans les larves vivipares, sinon avec une structure identique, tout au moins avec les mêmes connexions.

Il est bien évident, en effet, que l'épaississement de l'ectoderme aboral qui, chez la larve de *Flustrella hispida*, entoure l'organe cilié ou aboral, n'est que le représentant de l'épaississement ectodermique de la calotte chez les larves vivipares, de même que l'organe aboral lui-même représente l'organe nerveux central que j'ai décrit dans ces dernières. Par suite de l'existence d'une coquille bivalve, la partie périphérique, sus-coronale, de l'ectoderme aboral ne s'est pas invaginée, et, comme dans le *Cyphonautes*, le sillon palléal fait défaut chez la larve de *Flustrella hispida*.

La couronne, l'ectoderme oral, l'organe piriforme et le sac interne ont une structure à peu près conforme chez l'une et chez les autres, et les variations que l'on peut y constater ne résident, peut-être,

que dans l'état de dégénérescence plus ou moins avancé sous lequel ces parties sont observées.

Le système neuro-musculaire, lui-même, ne présente que peu de différences. Toutefois, contrairement à l'observation de **Prouho**, chez *Flustrella hispida*, je n'ai jamais constaté la striation que cet auteur signale dans les fibres musculaires de ce système. De plus, les fibrilles nerveuses ne « se perdent » pas « dans les extrémités proximales des cellules de l'organe aboral » et ne se mettent pas directement en relation avec les éléments épithéliaux du plumet ou avec ceux constituant la couronne ou les téguments de la face orale, ainsi que le rapporte cet auteur (p. 419 et 420). Ces fibrilles, qui ne sont que les prolongements des cellules ganglionnaires de l'organe nerveux central ou de celles des tractus, forment un plexus très dense, fibrillo-cellulaire, dans lequel les extrémités profondes et effilées des cellules du plumet, de la fente ciliée et de la couronne ne viennent se confondre qu'après s'être ramifiées et anastomosées elles-mêmes en un réseau assez délicat.

Indépendamment de l'épaississement mésodermique, signalé pour la première fois par **Prouho** dans la larve de *Flustrella hispida*, et que j'ai retrouvé, plus ou moins développé, dans toutes les larves des Chéilostomes et des Cténostomes, le reste du contenu de la cavité générale de la larve de *Flustrella* me paraît être le même que chez ces dernières. Les cellules embryonnaires libres de **Prouho**, correspondent bien aux éléments mésodermiques à forme mésenchymateuse que j'ai décrits, de même que les globules vitellins représentent sans aucun doute des éléments endodermiques non encore différenciés. Quant aux sphérules réfringentes que cet auteur signale dans la larve de *Flustrella* et qui font défaut dans les larves des espèces vivipares, peut-être faut-il les regarder comme des corpuscules de rebut provenant de la dégénérescence du sac intestinal. Enfin, je n'ai jamais constaté la couche mésodermique pariétale qui, suivant **Prouho**, se trouve placée immédiatement au-dessous de l'ectoderme, ou du moins, je n'ai jamais observé l'existence d'une couche continue ; car, s'il est vrai que les éléments mésenchymateux occupent le plus généralement une situation pariétale, sous-ectodermique, il est encore bien apparent que ces éléments ne forment pas un revêtement continu.

§ 13. — Conclusions

Des observations précédentes sur la structure de la larve libre des Chéilostomes et des Cténostomes et sur celle de l'embryon des Cyclostomes, il résulte que les différentes formes larvaires des espèces vivipares présentent entre elles de très grandes homologies et une organisation qui, par ses caractères généraux, se rapproche grandement des formes larvaires des espèces ovipares telles que l'*Alcyonidium polyoum* et la *Flustrella hispida*, et, par cette dernière, de la forme *Cyphonautes*.

Un caractère constant que l'on observe encore dans la structure de la larve libre des espèces chéilostomes et cténostomes, est la dégénérescence plus ou moins accusée que subissent la plupart des organes embryonnaires d'origine ectodermique.

VIII. — Métamorphose de la larve. Formation de l'oozoïde

La durée de l'existence libre des larves est très variable suivant les espèces. Elle varie aussi dans la même espèce pour les larves provenant d'une même colonie et soumises à des conditions identiques ; mais il ne m'a pas été possible d'en pénétrer la cause, et je suppose que, l'éclosion s'effectuant à des stades de développement embryonnaire plus avancés pour les unes que pour les autres, celles-ci parachèvent leur structure pendant leur vie libre et ne se fixent qu'ensuite. En général, les larves *Escharines* se fixent peu de temps après leur mise en liberté ; les larves *Cellularines* et les larves *Vésicularines* jouissent, au contraire, d'une vie libre de plus longue durée. Dans les deux cas, cependant, la fixation a presque toujours lieu après quelques heures, une heure environ pour les *Escharines*, deux, trois, quatre et jusqu'à six heures pour les *Cellularines* et les *Vésicularines*. Je n'ai observé que peu de larves cyclostomes, et encore appartenaient-elles toutes à *Crisia denticulata*. Comme les *Escharines*, elles ne vivent que peu de temps en liberté et, le plus souvent, se fixent un quart d'heure après leur éclosion.

§ 1er. — Fixation de la larve et formation du cystide.

Quelle que soit l'espèce, les préludes de la fixation que j'ai indiqués à propos de la larve de *Bugula Sabatieri* (p. 104 et 105), se renouvellent avec les mêmes caractères pour toutes les larves. Elles paraissent, en effet, choisir sur les parois du vase dans lequel elles sont contenues, le point où elles se fixeront ; elles nagent en décrivant un cercle qui les ramène au même endroit ; elles effectuent plusieurs fois ce mouvement, après quoi, leur décision étant arrêtée sans doute, elles tournent rapidement sur elles-mêmes dans le voisinage du point choisi. Leur rotation prenant fin, elles s'appliquent contre la paroi du vase, les cils coronaux continuent à s'agiter, mais beaucoup moins activement, et la fixation commence dès lors à s'opérer.

Pour quelques espèces chéilostomes (*Bugula avicularia*, *B. neritina*, *Cellaria fistulosa*, *C. salicornioïdes* et *Lepralia Pallasiana*), ainsi que pour *Bowerbankia pustulosa*, dont je pouvais avoir une production régulière et assez abondante de larves, il m'a été permis d'assister sous le microscope à plusieurs fixations et de vérifier les phases premières de la métamosphose, telles qu'elles ont été décrites par **Barrois** dans plusieurs de ses publications. La *dévagination du sac interne*, le *retournement de la couronne* et le *déplissement du manteau* sont faciles à observer. Mais toutes les préparations que j'ai faites de ces stades ne m'ont donné aucun résultat, et c'est à l'action des réactifs fixateurs qu'il faut attribuer cet insuccès. Ceux-ci désorganisent complètement la larve en voie de transformation et la réduisent en une petite masse informe, où la situation des organes est totalement dénaturée. Mes observations, qui, pour la plupart, ont été faites sur des coupes histologiques, ne s'adressent donc qu'aux stades de la métamorphose ultérieurs à la constitution définitive du *cystide*, obtenu par la soudure du bord inférieur de l'épithélium palléal avec la *plaque adhésive*, formée elle-même par la dévagination du sac interne.

Un accident m'a empêché de faire l'étude de la métamorphose dans les Cyclostomes et les Cténostomes dont j'avais obtenu quelques bonnes préparations, autant qu'il m'avait été permis d'en

juger [1]. Parmi les Chéilostomes, j'ai limité mes observations à quelques espèces, lorsque j'ai eu constaté que les mêmes phénomènes avaient lieu dans les différents cas. La larve de *Lepralia Pallasiana* étant celle qui a été le plus étudiée par **Barrois** et **Ostroumoff**, m'a servi de comparaison avec la larve de *Bugula Sabatieri* et celle de *B. neritina*. Dans la première comme dans les deux autres, la métamorphose n'y présente, d'ailleurs, aucune différence, et les conclusions auxquelles j'ai été conduit par l'étude de la métamorphose de la larve de *Bugula Sabatieri* peuvent être appliquées à tous les Chéilostomes. Il serait donc superflu d'entrer encore ici dans de longs détails sur la transformation de la larve en oozoïde, et il me suffira, sans doute, d'en retracer les principaux caractères.

Après le retournement de la couronne et le déplissement du manteau, la calotte, sous l'action des fibres musculaires des deux tractus partant de l'organe nerveux central, s'invagine dans la cavité du cystide. Elle entraîne les bords voisins du manteau qui, devenus indépendants de la calotte, parviennent à se mettre en contact et s'unissent de manière à fermer complètement la cavité du cystide. L'union du manteau avec la plaque adhésive devient alors complète et le stade du cystide est obtenu.

§ 2. — Structure du cystide nouvellement formé

Les figures 1 et 3 (Pl. XIII) représentent la coupe méridienne d'un cystide peu de temps après la fixation de la larve, la première, de *Bugula neritina*, la deuxième, de *Lepralia Pallasiana*. Dans l'une comme dans l'autre, on peut observer des dispositions à peu près identiques, sauf en ce qui concerne l'organe glandulaire (*og*) de la figure 1, qui n'a pas été rencontré par la coupe de la figure 3.

---

[1] J'avais obtenu pendant un de mes séjours à Cette (mai 1898) un assez grand nombre de fixations de larves de *Bowerbankia*, *Amathia* et *Crisia denticulata* que j'avais débitées en coupes minces au laboratoire de Montpellier. Elles étaient déjà montées et avaient été mises à sécher sur une platine chauffante, où elles furent complètement détruites par un petit incendie occasionné par le brûleur de la platine. Une indisposition assez grave ne m'a pas permis de me rendre de nouveau à Cette pendant l'été de 1899, et cette partie de mon étude se trouve donc renvoyée à l'été prochain.

On peut y distinguer un épithélium périphérique (*ep*) occupant toute la convexité, revêtu d'une mince cuticule (*cu*). Cet épithélium, formé d'éléments cylindriques dans la région centrale, passe à la forme cubique latéralement, et semble continuer inférieurement la plaque adhésive (*si*), adhérente à la pellicule de collodion, contre laquelle la larve s'est fixée. Sur les préparations colorées à l'hématoxyline et à l'éosine, la plaque adhésive offre une section assez épaisse, à granulations roses, renfermant de nombreuses vacuoles disséminées çà et là, et sans ordre apparent, dont le contour, légèrement irrégulier, est cependant nettement limité et comme par une fine membrane. Dans chacune de ces vacuoles ou vésicules, on remarque une, deux, quelquefois trois granulations, d'autant plus grandes qu'elles sont moins nombreuses et qui ont tout l'aspect d'inclusions. Ces granulations ont une couleur jaune, légèrement rosée, sur laquelle tranche un point plus brillant, rose vif, s'irisant lorsqu'on fait varier la mise au point.

Sur les mêmes figures (Pl. XIII, fig. 1 et 3), on constate à l'intérieur des parois du cystide et parmi les éléments libres que renferme ce dernier, l'existence de trois sections arrondies, l'une médiane et supérieure, les deux autres latérales. La première est formée par une couche cellulaire (*epe*) incomplète inférieurement, entourée en partie par une deuxième couche cellulaire (*epm*), beaucoup plus développée dans *Bugula neritina* (fig. 1) que dans *Lepralia Pallasiana* (fig. 3). Cet organe à double paroi n'est autre chose que la calotte invaginée. Dans la figure 1, l'organe nerveux central (*onc*) est déjà indépendant de la calotte dont les cils occupent la cavité d'invagination, sous la forme d'une fine poussière (*cv*), et dont la cuticule, distincte de la couche (*epe*) formée par l'épaississement ectodermique, se présente avec un aspect plissé, ratatiné. Il en est de même dans la figure 3, où l'organe nerveux central (*onc*) et les cils de la calotte (*cv*) sont entraînés un peu plus en dehors de la cavité d'invagination. Enfin, si l'on compare la figure 1 (Pl. XIII) à la figure 1 (Pl. XII), et la figure 3 (Pl. XIII) à la figure 10 (Pl. XII), on admettra sans difficulté, je suppose, que la couche cellulaire (*epm*) du cystide correspond à l'épaississement mésodermique (*epm*) des larves.

Les sections arrondies latérales ne sont que les coupes de la cavité annulaire formée par le retournement de la couronne et le déplissement du manteau. Et si, dans la figure 7 (Pl. X), on sup-

pose que le sac interne (*si*) se dévagine de manière à former la plaque adhésive (Pl. XIII, fig. 1 et 3, *si*) et que le bord coronal du manteau vienne rejoindre cette dernière, on pourra bien se pénétrer de ce fait que la cavité annulaire du cystide est constituée en partie par la couronne, et en partie par l'ectoderme oral et son dérivé, l'organe piriforme. Sur les coupes (Pl. XIII, fig. 1 et 3), il est difficile de distinguer chacune de ces parties, car, pour la plupart, elles ne montrent déjà plus les caractères que nous leur avons reconnus, caractères qui, d'ailleurs, étaient en voie de se transformer. La couronne (*co*), occupant le bord interne de la cavité annulaire, se présente sous la forme d'un croissant constitué par un protoplasme finement granuleux, très peu coloré, dans lequel on remarque des granulations vitellines assez volumineuses colorées en rose. Sur quelques-unes de ces coupes, on distingue encore quelques granulations prenant une légère teinte violette, groupées les unes près des autres, et représentant les restes du noyau dégénéré. Le bord externe de la même cavité, occupé par l'ectoderme oral, est transformé dans le jeune cystide de *Bugula neritina* (Pl. XIII, fig. 1), en une couche uniforme de substance granuleuse dans laquelle on ne retrouve plus les noyaux cellulaires qui ont disparu. Ceux-ci existent encore dans le cystide de *Lepralia Pallasiana* (Pl. XIII, fig. 3), mais ils présentent des signes bien caractérisés de destruction. Enfin, l'intérieur de la cavité annulaire se montre occupée par une fine poussière granuleuse (*cv*) que l'hématoxyline colore en violet assez foncé, provenant de la destruction des cils vibratiles de la couronne. La cuticule limite intérieurement cette poussière, et, sous un aspect plissé, ratatiné, la sépare des cellules coronales dont elle s'est dégagée.

Autour de la cavité annulaire et en rapport avec le croissant coronal, on peut voir aussi dans le cystide de *Lepralia Pallasiana*, (Pl. XIII, fig. 3), le plexus fibreux sous-ectodermique (*pfse*), à rapports et à structure différant peu de ceux que nous lui avons reconnus dans la larve (Pl. XII, fig. 10, *pfse*). Dans le cystide de *Bugula neritina* (Pl. XIII, fig. 1), ce plexus a déjà disparu ; mais on peut y retrouver encore la partie de ce plexus correspondant à l'épithélium de la fente ciliée (*efc*), dont les éléments trahissent une désagrégation qui ne tarde pas à être complète. Une semblable désorganisation se montre aussi dans le système glandulaire (Pl. XIII, fig. 1, *og*), que l'on peut suivre à la coloration violette

foncée que prennent toujours ses éléments constitutifs, même une fois désagrégés.

Quant aux éléments libres renfermés dans la cavité du cystide, ils ne présentent d'autre particularité avec ceux de la cavité larvaire, que celles résultant de la différenciation d'un plus grand nombre de cellules endodermiques en éléments mésenchymateux. Ceux-ci, qui n'existaient pas dans la larve de *Lepralia Pallasiana*, ont fait leur apparition dans le cystide, et chez les deux espèces, il est facile de constater, avec la présence de très nombreux éléments endodermiques riches en granulations vitellines, celle de plusieurs éléments mésenchymateux.

Telle est la structure du cystide peu de temps après sa formation ; mais, comme dans le cystide de *Bugula Sabatieri*, des modifications se produisent sans cesse, qui, d'un moment à l'autre, donnent un aspect différent à cette organisation. Aussi à un stade ultérieur, le cystide offre-t-il des caractères bien distincts de ceux que je viens de lui attribuer. Le canal annulaire a disparu ; l'organe nerveux central et les tractus qui en partaient ne se retrouvent plus dans la cavité du cystide, et de même l'organe piriforme. En un mot, à l'exception du double épaississement méso-ectodermique (*epm* et *epe*), tout le reste du contenu du cystide a subi des transformations sur lesquelles je vais porter bientôt mon attention.

§ 3. — Régénération épithéliale de la plaque adhésive

Les parois du cystide et le double épaississement ne présentent pas, non plus, tous leurs caractères primitifs. Et d'abord, la paroi basale du cystide, formée par la dévagination du sac interne, possède dans le cystide un peu plus âgé, une disposition qui ne rappelle que très peu la plaque adhésive. C'est maintenant un épithélium cylindrique dont il est intéressant de suivre l'évolution. La figure 2 (Pl. XIII) représente une section transversale de la plaque adhésive au début de sa différenciation épithéliale. A la périphérie, à droite de la figure, on peut voir la continuité existant entre elle et l'épiderme du cystide provenant du manteau larvaire ; la plaque adhésive est formée à ce niveau de cellules cylindriques qui, au fur et à mesure qu'elles se rapprochent de l'épithélium palléal, diminuent de hauteur et se confondent avec les éléments de ce dernier. Il n'en est pas de même vers le centre de la paroi basale, du côté gauche

de la figure par conséquent, où l'on peut observer les dispositions primitives. Mais, entre les deux, il existe une portion intermédiaire qui permet de bien saisir les transformations. Les vacuoles, irrégulièrement distribuées dans le centre de la plaque adhésive, prennent une orientation de plus en plus normale par rapport au substratum et se disposent parallèlement les unes aux autres, presque côte à côte. Elles arrondissent leur contour, tandis que les granulations qu'elles contiennent perdent progressivement la couleur jaune pour prendre une coloration de plus en plus violacée (sur les coupes traitées par l'hématoxyline et l'éosine). Ces granulations qui étaient primitivement compactes, montrent graduellement une structure plus lâche et se résolvent finalement en une poussière occupant toute la vacuole. Le point central qu'elles possédaient devient très apparent, et la vacuole primitive ne tarde pas à présenter tous les caractères d'un noyau cellulaire pourvu d'un nucléole qui n'est autre chose que le point central, entouré lui-même d'un réseau chromatique formé par la poussière des granulations primitives. Des modifications surviennent aussi dans le protoplasme qui, devenu finement granuleux, montre les ébauches des membranes cellulaires latérales.

Ainsi se régénère l'épithélium du sac interne qui, après avoir perdu la plus grande partie de ses caractères cellulaires dans la larve et avoir formé la plaque adhésive, se reconstitue progressivement, de manière à ne plus être distinct de l'épithélium palléal avec lequel il forme la couche épidermique du cystide.

§ 4. — Epiderme du cystide

Au fur et à mesure du développement du cystide, la cavité de ce dernier s'accroissant en longueur, l'épiderme passe de la forme palissadique à la forme cubique et de celle-ci, à la forme pavimenteuse. Toutefois, dans la région où s'effectue l'accroissement, région opposée à la face basale dans les espèces à port dressé comme *Bugula neritina*, ou région terminale antérieure de cette même face basale dans les espèces encroûtantes, l'épiderme conserve ses caractères palissadiques. En cet endroit, les éléments épithéliaux se multiplient toujours activement, produisant des cellules mésenchymateuses qui gagnent la cavité du cystide. On peut voir de telles cellules dans le jeune cystide de *Bugula neritina* (Pl. XIII, fig. 1, *em*).

§ 5. — Origine du polypide

Le double épaississement de la calotte, que nous avons vu former dans les jeunes cystides (Pl. XIII, fig. 1 et 3, *epe*, *epm*) une cavité incomplètement close, se présente dans les stades plus avancés sous l'aspect d'une double vésicule dont la cavité n'offre plus aucun orifice. Cette double vésicule, qui par son évolution ultérieure donnera le polypide de l'oozoïde, est donc formée en partie par l'épaississement ectodermique de la calotte et en partie par l'épaississement mésodermique : le premier entre dans la constitution de la vésicule interne, le second dans la constitution de la vésicule externe. Mais il me reste à indiquer la manière dont ces deux parties se complètent, comment se ferment l'orifice d'invagination et celui formé par la disparition de l'organe nerveux central ?

Les processus par lesquels ces transformations s'accomplissent ne m'ont pas paru être identiques dans les différents cas. Ainsi, dans *Bugula neritina*, on peut déjà voir sur la coupe représentée par la figure 1 (Pl. XIII), un amas de cellules (*a*) occupant l'orifice d'invagination de la calotte, et, dans le voisinage de ce massif, l'absence à peu près totale d'éléments libres. Je suppose, évidemment, qu'il a été formé par la différenciation des cellules endodermiques qui existaient à ce niveau dans la cavité du cystide, peu après l'invagination. Il en est de même, ainsi que je l'ai observé sur de nombreuses coupes, pour l'orifice laissé libre après la rétraction complète de l'organe nerveux central : un massif cellulaire semblable au précédent se constitue aux dépens des éléments endodermiques, formant une sorte de tampon qui transforme le rudiment polypidien en une vésicule close. L'observation des stades ultérieurs montre que les deux parois vésiculaires deviennent continues par la différenciation de deux couches dans les deux massifs : l'une interne, se confond avec les bords de l'épaississement ectodermique et donnent ensemble la vésicule interne ; l'autre externe, s'unit aux bords de l'épaississement mésodermique et constituent par leur réunion la vésicule externe du rudiment polypidien.

Dans *Lepralia Pallasiana*, l'orifice d'invagination de la calotte ne se voit pas dans les cystides les plus jeunes que j'ai observés, et il me semble bien naturel de penser que les bords de l'épaississement ectodermique de la calotte se sont rejoints et se sont soudés immé-

diatement après l'invagination. Cette supposition se trouve d'ailleurs appuyée par le grand développement en surface de la calotte. Quant à l'orifice inférieur, provenant de la disparition de l'organe nerveux central, il est comblé par un massif cellulaire de même formation que chez *Bugula neritina*. Enfin, la couche vésiculaire externe, très réduite, se complète elle-même par la différenciation de nombreux éléments endodermiques.

Quoi qu'il en soit, il résulte de ce qui précède que le rudiment polypidien apparaît à un stade du développement du cystide sous la forme d'une vésicule arrondie, légèrement allongée. Des deux feuillets constitutifs de cette vésicule, l'un, interne, provient de l'invagination de l'épaississement ectodermique de la calotte, et est complété par des éléments différenciés aux dépens des cellules endodermiques de la cavité du cystide ; l'autre est formé en partie par l'épaississement mésodermique et en partie par des éléments endodermiques différenciés.

§ 6. — Histolyse des organes larvaires

Il a été déjà question, à propos de la structure de la larve, de modifications subies par quelques organes, occasionnant des différences plus ou moins accentuées entre la structure de l'embryon et celle de la larve en liberté. Parmi ces modifications, les plus importantes sont la résorption des membranes cellulaires latérales de la couronne et la transformation de l'épithélium de la partie profonde de la fente ciliée en une petite masse allongée de substance finement granuleuse. Les changements éprouvés par les noyaux dans ces deux parties de l'organisation larvaire sont, avec les précédentes transformations, autant de phénomènes caractéristiques de la dégénérescence des organes qui en sont le siège. Il ne sont pas limités, d'ailleurs, à la vie larvaire et se continuent dans la métamorphose, mais avec une accélération beaucoup plus grande. Il s'ensuit que, peu de temps après sa formation, le cystide renferme quantité d'éléments qu'il serait très difficile, sans doute, d'attribuer à tel ou à tel autre organe de la larve, si on ne possédait pas les diverses modifications intermédiaires qui les relient.

En dehors de l'épithélium du manteau et du sac interne qui fournissent l'épiderme du cystide, du double épaississement mésoectodermique qui entre dans la constitution du rudiment polypi-

dien, et des éléments libres, endodermiques ou mésodermiques, tous les autres organes larvaires subissent l'évolution rétrograde de la dégénérescence. Ils subissent l'*histolyse*. Tous se désagrègent et se transforment en petits corps sphériques qui, mêlés aux éléments de la cavité du cystide, constituent la « *masse de globules* » signalée par la plupart des auteurs dans les jeunes cystides.

Il m'a été permis de suivre quelques-unes des phases de cette évolution rétrograde des organes larvaires, et j'ai même pu en découvrir le sort final. La méthode des coupes a été employée concurremment avec les observations sur le vivant. Enfin, les colorations doubles à l'hématoxyline et à l'éosine sont d'une très grande utilité dans ce genre de recherches, par les différenciations qu'elles apportent dans les divers éléments ; aussi ne s'agira-t-il ici que de coupes traitées par ces deux teintures combinées.

a. — *Histolyse de la couronne et de l'ectoderme oral*

Dans les stades un peu plus avancés que ceux représentés par les sections des figures 1 et 3 (Pl. XIII), le canal annulaire n'est plus aussi nettement délimité sur les coupes du cystide. A la place que ce canal occupait primitivement, il existe dans ces stades, un certain nombre de petits amas sphériques d'une poussière finement granuleuse, non limités par une membrane, qui, par leur situation et par leur coloration, doivent être considérés comme le résultat de la dégénérescence complète des cellules coronales et de l'ectoderme oral.

Parmi ces amas granuleux, les uns, colorés en violet, sont formés par la destruction de la cuticule et des cils vibratiles de la couronne ; les autres, distribués autour des précédents, possèdent une coloration rose et proviennent, les plus internes, des cellules coronales, et les plus externes, des éléments de l'ectoderme oral. Tous ceux-ci montrent dans leur constitution trois, quatre, quelquefois cinq granulations violettes, se remarquant facilement sur la coloration rose fondamentale, que l'on retrouve aussi dans quelques-unes des sphères granuleuses coronales, mais non dans toutes. Ces granulations, qui représentent les restes du noyau cellulaire, sont le plus souvent groupées dans un même point de l'amas, mais elles sont aussi quelquefois plus ou moins dispersées. De la non-existence de ces granulations chromatiques dans toutes les sphères

dérivées de la couronne, on peut conclure que chacune des cellules qui constituent cette dernière ne forme pas un seul amas, et que les sphères granuleuses sont plus nombreuses que les noyaux et, par conséquent, que les cellules coronales.

Dans les stades encore un peu plus avancés, alors que la double vésicule du rudiment polypidien est définitivement constituée, on remarque sur les coupes des cystides, des dispositions qui, au premier abord, paraissent ne pas différer de celles que je viens d'indiquer. Les amas granuleux n'ont peut-être pas exactement leurs relations primitives, quelques-unes des sphères périphériques étant devenues centrales et réciproquement, mais ils occupent encore les parties latérales des sections. Cependant, si on les examine avec un peu plus d'attention et qu'on emploie des grossissements convenables, on ne tarde pas à constater que ces amas granuleux ne se trouvent plus dans les conditions que je viens d'exposer. On remarque, en effet, qu'ils sont maintenant pour la plupart pourvus d'une membrane qui les entoure et qui renferme en même temps un certain nombre de vésicules vitellines dont la coloration rose-vif permet de les distinguer très nettement de la poussière rose-clair ou violette des amas primitifs ; enfin, dans quelques-uns de ces éléments nouvellement constitués, on peut encore constater la présence d'un noyau pariétal. Les rapports des vésicules vitellines avec la poussière granuleuse sont très variables : tantôt celle-ci occupe un des pôles et les granulations vitellines sont disposées à sa périphérie, à la manière d'un croissant ; tantôt elle est centrale et complètement entourée par les vésicules vitellines ; tantôt, enfin, celles-ci sont irrégulièrement distribuées au sein de la masse granuleuse. De la comparaison de ces différentes conditions avec les autres éléments libres de la cavité du cystide, on est conduit inévitablement à supposer que les sphères de dégénérescence des cellules coronales (cils vibratiles et cuticule compris) et des cellules de l'ectoderme oral ont été englobées, *phagocytées*, par les leucocytes du cystide. C'est, d'ailleurs, l'opinion à laquelle on s'arrête d'une manière définitive lorsque l'on approfondit les comparaisons dont je viens de parler ; car on assiste sur les coupes histologiques à l'englobement progressif, dirai-je, de ces amas finement granuleux par les éléments mésenchymateux. Ceux-ci, qui ne sont pas complètement différenciés en ce qu'ils renferment encore des granulations vitellines, se montrent pourvus, toutefois, de prolongements

amœboïdes et rappellent de très près les leucocytes vésiculaires.

Lorsque le jeune polypide a différencié ses tentacules, on reconnaît encore, parmi les éléments de la cavité du cystide, les phagocytes précédents, dans quelques-uns desquels on peut distinguer les vésicules vitellines et les fines granulations des organes dégénérés. Dans la plupart, cependant, cette distinction est bien difficile, et il semble que la poussière de dégénérescence et les vésicules vitellines aient été dissoutes, de manière que le phagocyte se montre sur les coupes sous la forme d'une petite sphère à contenu homogène dans laquelle on constate une, deux, trois et jusqu'à six petits grains très réfringents se colorant en rose-vif. D'ailleurs, entre cette manière d'être des phagocytes et celle décrite plus haut, il existe toute une série de formes intermédiaires. Quant à la coloration, il est des phagocytes à contenu homogène, rose-violacé, venant des cils vibratiles et de la cuticule, et d'autres à contenu homogène simplement rose, provenant des cellules de l'ectoderme oral. Dans les formes intermédiaires, on ne retrouve pas le noyau des leucocytes et, non plus, les granulations chromatiques de quelques-uns des massifs de dégénérescence. Sans doute, les petits grains à coloration rose-vif représentent les restes chromatiques du leucocyte et de l'élément phagocyté.

Il résulte donc, de ce qui précède, que la couronne et l'ectoderme oral, dont la dégénérescence commence, pour la plupart des espèces, avant l'éclosion de la larve, se transforment dans la métamorphose en petites masses granuleuses qui sont englobées par les éléments mésenchymateux jouant le rôle de phagocytes, et dont le résultat final est la production d'une petite sphère à contenu homogène renfermant un petit nombre de granulations chromatiques éparses.

b. — *Histolyse de l'organe piriforme.*

La dégénérescence granuleuse que l'on observe chez toutes les larves dans l'épithélium de la partie profonde de la fente ciliée, envahit, dans la métamorphose, les parois latérales de cette région et se manifeste aussi dans l'épithélium de la fente ciliée. Comme pour la couronne et l'ectoderme oral, il se forme de petites masses arrondies d'une substance finement granuleuse, occupant la cavité et les parois du canal annulaire du cystide, où l'on ne peut plus les distinguer de celles constituées aux dépens de ces derniers organes

arvaires, dont elles ont la même coloration, la même structure, et partagent sans doute la destinée.

Par suite de la coloration violette très foncée que présentent les deux systèmes glandulaires, supérieur et inférieur, leur évolution est plus facile à suivre. Les éléments cellulaires dont ils sont formés se désagrègent et se résolvent en un certain nombre de corpuscules arrondis. L'impossibilité dans laquelle on se trouve de distinguer le noyau, ne m'a pas permis de constater si chacune des cellules glandulaires constitue un seul globule, ou bien s'il existe une sorte de fragmentation inégale de chacune d'elles, produisant un, deux ou trois corpuscules. Cependant, les dimensions très variées et très inégales de ceux-ci me portent à supposer que cette dernière hypothèse est la plus vraisemblable.

Quoi qu'il en soit, ces éléments de dégénérescence m'ont paru ne pas se comporter tous également. Dans les stades du cystide postérieurs à la désagrégation de l'organe glandulaire, le plus grand nombre de ces corpuscules violets se montrent inclus au sein des leucocytes qui les ont phagocytés, tandis que d'autres restent toujours isolés et indépendants. Les uns et les autres, d'ailleurs, perdent un peu de leur coloration, deviennent moins violets, les premiers beaucoup plus que les seconds, et se transforment finalement en un globule sphérique dont les caractères sont identiques, moins la coloration, à ceux des sphères résultant de la dégénérescence de l'ectoderme oral ou de la couronne. Comme eux, ils sont formés d'une substance homogène renfermant un petit nombre de grains chromatiques très réfringents.

c. — *Histolyse du système neuro-musculaire.*

Je ne puis dire que peu de chose sur la dégénérescence des différentes parties du système neuro-musculaire. Après l'invagination de la calotte, la cuticule et les cils vibratiles, ainsi que le représentent les figures 1 et 3 (Pl. XIII), se réduisent en une poussière violacée (*cv*), tandis que l'organe nerveux central, entraîné par les tractus fibrillaires, passe au-dessous du double épaississement méso-ectodermique. Il est porté de plus en plus vers la périphérie et atteint le bord interne du canal annulaire du cystide, où il dégénère à son tour. Mais, par suite de leur faible coloration, organe central, tractus et plexus sous-ectodermique se confondent avec les

produits de la dégénérescence de la couronne et de l'épithélium non glandulaire de l'organe piriforme, dont ils doivent partager l'évolution ultérieure.

En résumé, la métamorphose larvaire est accompagnée de la dégénérescence d'une partie des organes de l'embryon, caractérisée par la désagrégation ou histolyse des éléments constitutifs de ces organes, se résolvant en petites masses d'une substance granuleuse, les histolytes. Ceux-ci, dans la très grande majorité des cas, peut-être même toujours, sont phagocytés par les leucocytes de la cavité du cystide et transformés en sphères, à contenu homogène renfermant un petit nombre de grains chromatiques, que j'appellerai d'ores et déjà *corpuscules de rebut*.

§ 7. — Origine et formation du tissu mésenchymateux. Nature du corps brun

Au fur et à mesure de l'accroissement du cystide, la double vésicule qui constitue le rudiment polypidien, devient de plus en plus distincte de la masse des éléments libres de la cavité du cystide dans laquelle elle était enfouie, et se transforme progressivement de manière à acquérir la structure définitive du polypyde. Mais, pendant que s'opèrent ces transformations, les éléments libres se groupent à leur tour en un massif de plus en plus réduit, en relation avec l'extrémité du cæcum stomacal polypidien. Pendant ce temps aussi, quelques tractus se sont formés, reliant le massif à la partie inférieure des parois du cystide et possédant déjà la structure du tissu mésenchymateux, telle qu'elle a été décrite dans le bryozoïde adulte. Des éléments mésenchymateux, ayant tous les caractères des leucocytes, les uns des leucocytes vésiculaires, les autres des leucocytes sphérulaires, se montrent aussi plus ou moins nombreux dans la cavité du cystide en relation par leurs prolongements avec les mailles du plexus mésenchymateux.

Ainsi que je l'ai déjà fait remarquer dans la métamorphose de *Bugula Sabatieri* (p. 117 et 118), on ne manque pas d'être frappé, dans l'observation des cystides sur le vivant, par la relation constante qui existe entre la réduction du « massif des globules » de la plupart des auteurs et l'importance de plus en plus grande du tissu mésenchymateux. Sur les coupes des jeunes cystides, il est facile

de distinguer dans ce massif, des éléments endodermiques en voie de différenciation mésenchymateuse, des cellules mésenchymateuses et des corpuscules de rebut. On observe même, au centre du massif, un cordon funiculaire le reliant au cæcum polypidien, à la périphérie duquel les éléments mésenchymateux se disposent, encore incomplètement différenciés, et entrent dans sa constitution. Aux derniers stades du développement de l'oozoïde, le massif, alors plus communément désigné sous le nom de *corps brun*, ne comprend essentiellement que des corpuscules de rebut avec les mêmes caractères histologiques que précédemment. Les éléments endodermiques, qu'il était toujours aisé de reconnaître aux nombreuses granulations vitellines qu'ils renfermaient, ne se retrouvent plus, ainsi que les cellules mésenchymateuses. Evidemment, à l'exception des corpuscules de rebut qui sont toujours représentés dans le corps brun, tous les autres éléments libres de la cavité du cystide ont été employés à la formation du tissu mésenchymateux.

Mais le tissu mésenchymateux n'est pas seulement constitué par les éléments dérivés de la différenciation des cellules endodermiques. Les éléments mésenchymateux produits par la différenciation des cellules palissadiques de l'épiderme terminal du cystide entrent aussi pour une grande part dans la constitution de ce tissu ; et, sur le vivant, on peut se rendre facilement compte de la réunion de ces éléments entre eux par leurs prolongements, ainsi qu'avec les anastomoses funiculaires déjà produites par les globules du massif.

Ainsi donc, le tissu mésenchymateux de l'oozoïde est formé en partie d'éléments mésenchymateux dérivés des cellules endodermiques, et en partie d'éléments mésenchymateux provenant de la prolifération des cellules épidermiques dans la région terminale du cystide.

§ 8. — Constitution définitive de l'oozoïde

Il serait beaucoup trop long d'entrer maintenant dans l'étude des dernières modifications subies par le cystide pour acquérir la structure définitive de l'oozoïde. Ces modifications, variables avec les espèces que l'on considère, intéressent, les unes le développement du polypide, les autres les parois zoéciales et la formation de l'orifice zoécial. Les unes et les autres sont les mêmes, qu'il s'agisse de l'oozoïde ou d'un blastozoïde, et seront brièvement indiquées avec le développement de ce dernier.

§ 9. — Historique

Dans son Mémoire sur l'embryologie des Bryozoaires, **Barrois** (77) a fait un historique très complet de la question de la métamorphose dans les Bryozoaires. Avant lui, les transformations de la larve des Cyclostomes en oozoïde avaient été complètement négligées; mais, en ce qui concerne les Chéilostomes et les Cténostomes, les opinions émises étaient déjà assez nombreuses et avaient rapport, soit au mode de formation de la loge zoéciale, soit à l'origine du polypide. Elles ont été résumées par **Barrois** en un tableau (p. 101) et je n'insisterai pas à cet égard. Il en sera de même pour les observations de ce dernier auteur qu'il a remaniées dans des publications ultérieures dont je vais m'occuper plus spécialement.

Dans son travail sur les Métamorphoses des Bryozoaires (79-80), qui se rapportent surtout à la *Lepralia* (*Schizoporella*) *unicornis*, **Barrois** décrit très minutieusement la dévagination du sac interne, à l'aide duquel la larve se fixe, et le retournement de la couronne, simultanément avec la dévagination du manteau qui transforment la larve en un cystide. Il constate la dégénérescence de tous les organes larvaires, à l'exception des cellules radiaires sous-épidermiques de la calotte et d'un organe pair, sur l'origine et la nature duquel on est bien peu fixé après la lecture de la description qu'en fait cet auteur.

Quoi qu'il en soit, **Barrois** assiste à l'invagination des cellules radiaires de la calotte, entraînant à leur suite une portion de la peau, par laquelle le rudiment polypidien que constituent les cellules radiaires se trouve suspendu dans la cavité du cystide. L'organe pair se réunit à ce rudiment dont il forme la couche externe, et ainsi se trouve obtenu le stade vésiculaire à double paroi du polypide.

Un peu plus tard, ce même auteur (82) apporte le résultat de ses observations sur la métamorphose de la larve dans les différents groupes des Bryozoaires, et passe successivement en revue les Entoproctes et les Ectoproctes. Parmi ces derniers, il donne de la métamorphose des *Escharines* et des *Cellularines* une description identique à celle de *Lepralia unicornis*, en ce qui regarde la formation du cystide, mais, sur l'origine du polypide, dans lequel les cel-

lules radiaires de la calotte forment la vésicule interne du rudiment, les faits ne sont pas toujours semblables en ce qui concerne la vésicule externe. **Barrois** signale encore, chez *Lepralia ciliata* et *Lepralia Pallasiana*, l'existence dans la larve de deux petits bourrelets formés par de simples épaississements de la peau, placés immédiatement au-dessous de l'organe piriforme, qui, dans le cystide, se réunissent à la calotte invaginée pour former la couche externe du rudiment polypidien. Quant à la constitution de cette dernière couche chez les *Cellularines*, l'auteur ne possède pas des observations suffisamment complètes.

La métamorphose des Cténostomes s'opère de la même manière : fixation par le sac interne qui, ici, ne se dévagine pas, et retournement du manteau occasionnant un plissement de la couronne. **Barrois** n'a pu suivre la formation du polypide, mais, cependant, il est très affirmatif quand il annonce que la calotte ne s'invagine pas.

Chez les Cyclostomes, la métamorphose ressemble beaucoup à celle des *Escharines* et, comme chez ces dernières, la calotte s'invagine pour constituer le feuillet interne du rudiment. Autour de celui-ci se développe un feuillet externe sur l'origine duquel l'auteur n'est pas fixé.

Enfin, dans sa dernière publication, **Barrois** (86) retrace, avec des détails encore plus minutieux, les différentes phases de la métamorphose dans *Bugula flabellata*, *Serialaria* (Amathia) *lendigera* et *Discopora*, parmi les Ectoproctes. Mais sa description, qui a surtout pour but de préciser certains faits embryogéniques, n'apporte que peu de renseignements nouveaux dans le chapitre de la métamorphose. Toutefois, il signale dans le cystide de *Serialaria* la présence de deux masses cellulaires et émet l'hypothèse que le rudiment polypidien pourrait être formé par ces dernières. De même, à propos des Cyclostomes, il rapporte le feuillet interne du rudiment polypidien à l'invagination de l'ectoderme aboral et suppose que le feuillet externe se forme aux dépens du feuillet interne, par simple délamination.

Ostroumoff (86) s'occupe de la métamorphose des larves de *Lepralia Pallasiana* et *Vesicularia stationis*, et la description qu'il donne des premiers phénomènes diffère peu de celle de **Barrois**. Dans *Lepralia Pallasiana*, la calotte entière s'invagine et constitue le revêtement ectodermique du futur polypide. Il constate la pré-

sence à ce stade de deux groupes cellulaires qu'il rapproche de l'organe pair de **Barrois**, mais, contrairement à l'opinion de ce dernier, il suppose que ce sont des cellules mésodermiques qui produiront plus tard les muscles pariétaux. **Ostroumoff** ne recherche pas l'origine du feuillet externe du rudiment ; il le dessine dans une des figures qui accompagnent son Mémoire et conclut, de la manière dont il se présente sur la préparation, qu'il provient des cellules mésodermiques distribuées dans la cavité de la larve. Il signale aussi « la destruction des organes larvaires (l'histolyse) », la transformation des cils vibratils de la couronne en une masse finement granuleuse et celle des cellules coronales en « globules d'albumine ».

D'accord avec **Barrois**, **Ostroumoff** dit que chez la *Vesicularia*, il n'y a pas invagination de la calotte. Le rudiment ectodermique polypidien apparaît plus tard et se présente d'abord sous l'aspect d'une lame qui se courbe en tube, autour duquel se forme ensuite un revêtement mésodermique, constitué par les cellules de la cavité de la larve.

Un peu plus tard, **Ostroumoff** (87) a publié les résultats de ses observations sur les métamorphoses de quelques Cyclostomes (*Crisia* et *Tubulipora*). La dévagination de la ventouse (= sac interne) et le retournement du manteau s'y opèrent comme chez les Chéilostomes. Il n'y a pas invagination de la calotte, contrairement à l'opinion de **Barrois**, et le rudiment ectodermique du polypide est formé par une délamination des cellules ectodermiques aborales, qui viennent entourer les éléments mésodermiques du cystide.

Vigelius (88), qui, dans un premier travail sur l'embryogénie de *Bugula calathus*, n'avait pu donner que des renseignements très vagues sur la métamorphose de la larve, vient confirmer en grande partie les conclusions de **Barrois**. Cependant, chez *Bugula calathus*, il n'existe pas d'organe pair et cet auteur suppose que la couche externe du rudiment polypidien est constituée par les éléments du tissu mésodermique de la larve.

Prouho (90), dans la métamorphose de la larve de *Flustrella hispida*, décrit la formation du cystide suivant un procédé analogue à celui signalé par **Barrois** chez les larves de *Bugula* et *Lepralia*. Mais, dans la larve de *Flustrella hispida*, il existe déjà, avant la fixation, un épaississement ectodermique entourant l'or-

gane aboral et une lame mésodermique sous-jacente qui, après l'invagination de ce dernier, constituent un disque ellipsoïdal, le disque méso-ectodermique, par le plissement duquel se forme le rudiment polypidien à deux couches.

Cet auteur s'occupant, le premier, de l'histolyse de la couronne, de l'organe glandulaire et des muscles larvaires, constate que le résultat de leur dégénérescence est la production de sphères nucléées ou histolytes. Enfin, **Prouho**, recherchant le sort dévolu aux éléments libres renfermés dans le sac mésodermique du cystide, s'exprime ainsi (p. 451-452) : « Il ne peut y avoir de doute à ce » sujet, ces éléments, dont l'ensemble constitue « la masse des » globules » des auteurs, et dont nous avons fait l'analyse, fournissent aux tissus de la zoécie primaire les matériaux nécessaires » à leur développement. Ils disparaissent au fur et à mesure que le » polypide s'accroît, et si, au stade de la figure 29, nous voyons » encore une masse de globules considérable, plus tard, lorsque le » polypide est susceptible de s'épanouir, il ne reste plus que quelques » globules épars. Mais, s'il ne peut y avoir de doute sur le rôle » physiologique et le sort final de cette masse de globules au sein » de laquelle se forme le polypide, nous ignorons par quelle série » de phénomènes elle est mise en œuvre. Cette masse de globules » se compose, nous l'avons vu, de sphères vitellines, de cellules » embryonnaires libres et de tous les histolytes résultant de la » désorganisation d'une partie de la larve. Elle renferme donc deux » ordres d'éléments bien distincts, dont les uns ont continué sans » arrêt leur évolution depuis la segmentation de l'œuf, tandis que » les autres ayant une première fois atteint leur état parfait pendant la vie larvaire, en temps que cellules et fibres nerveuses, » cellules sensitives, glandulaires ou musculaires, ont subi, après » la fixation, une évolution rétrograde qui les a ramenés à l'état » d'histolytes et mêlés avec les premiers.

» La zoécie primaire profite des uns et des autres, mais est-ce au » même titre ?

» Dans cet amas qui nous paraît si embrouillé, où sont mélangés, au milieu de globules vitellins, des histolytes provenant, les » uns des tissus ectodermiques, les autres de tissus mésodermiques, » le polypide fait-il un choix judicieux ? Tel organe s'alimente-t-il » aux dépens de tel élément déterminé ? C'est ce que nous ignorons » de la façon la plus complète.

§ 10. — Discussion

Ainsi qu'on peut en juger par ce rapide exposé, la métamorphose de la larve, sa transformation en oozoïde, est une question sur laquelle il était nécessaire d'apporter quelques éclaircissements. Je ne discuterai pas les opinions qui ont été émises par **Barrois** et **Ostroumoff** sur la métamorphose des larves chez les Cténostomes et les Cyclostomes, bien que je sois persuadé qu'elle ait lieu suivant des processus identiques à ceux que j'ai décrits pour les larves des Chéilostomes vivipares et qui ne diffèrent pas de ceux indiqués par **Prouho** dans la larve de *Flustrella hispida*. Mais, en ce qui concerne la formation de l'oozoïde des Chéilostomes, je suis surpris que la plupart des phénomènes importants de la métamorphose aient pu passer inaperçus à l'observation, si subtile pourtant, de **Barrois** et d'**Ostroumoff**.

Depuis **Barrois,** tous les auteurs reconnaissent que la larve se fixe par la face orale et que le stade du cystide est obtenu par la dévagination du sac interne, le retournement de la couronne et le déplissement du manteau. De même, ils sont d'accord sur l'origine de la vésicule interne du rudiment polypidien qu'ils attribuent à l'invagination de la calotte ou de l'épaississement ectodermique aboral pour la *Flustrella hispida*. Il n'en est pas de même quand il s'agit de la vésicule externe que **Barrois** rapporte à un organe pair (?) dans *Lepralia* et qu'**Ostroumoff** dit être formée aux dépens des cellules mésodermiques de la cavité du cystide. **Prouho** a, comme moi, observé l'épaississement mésodermique dans *Flustrella* et l'a retrouvé dans la constitution de la couche externe du rudiment. Cet épaississement mésodermique existe, cependant, dans toutes les larves des Chéilostomes, plus ou moins développé, et **Vigelius** (86) l'a fort bien représenté dans *Bugula calathus* (v. fig. 14, Pl. 26 de son Mémoire). Mais, contrairement aux observations de **Prouho,** ce rudiment perd, avant même qu'il ne soit complètement formé, toute adhérence avec l'épiderme et ce n'est que beaucoup plus tardivement qu'il se trouve relié à ce dernier par les tractus mésenchymateux de la gaine tentaculaire.

Quant à l'origine du tissu mésenchymateux, les différents auteurs ne donnent aucune indication précise à cet égard. **Prouho** signale l'existence d'une membrane mésodermique pariétale transmise par

la larve au cystide, et suppose que tous les éléments entrant dans la constitution de la « masse de globules » servent à la nutrition du polypide pendant tout le temps de son développement. Cependant, **Barrois**, qui ne s'est pas occupé spécialement de l'évolution de la « masse de globules », n'a pas démenti l'opinion de **Repiachoff** sur le rôle des globules dans la nutrition des tissus du polypide, mais il a observé que, dans quelques cas, ils pouvaient être employés au développement des cellules étoilées qui forment le funicule (79-80, p. 52). A mon avis, toutes les cellules mésenchymateuses dérivées de la différenciation des éléments endodermiques entrent dans la constitution du tissu mésenchymateux, et les corpuscules de rebut ne servent pas à l'alimentation du jeune polypide. Ceux-ci, en effet, conservent, une fois formés, leur structure et leurs dimensions primitives pendant toute la durée du développement du polypide ; leur nombre paraît ne pas varier, et par suite, il est bien difficile de supposer qu'ils puissent servir à la nutrition du polypide.

Prouho a été le premier à rechercher la destinée des organes larvaires dégénérés, et en a suivi l'évolution pour la couronne, l'organe piriforme et les muscles, sans assister à un phénomène de phagocytose. Toutefois, au sujet des cils vibratiles de la couronne, ils lui « ont paru être englobés par le protoplasme des cellules embryonnaires », et il s'est demandé s'il n'en était pas de même pour les autres organes larvaires devenus inutiles. Mes préparations ne laissent aucun doute à cet égard et j'ai toujours constaté la phagocytose de tous les éléments dégénérés, sauf dans quelques cas assez rares, où le phénomène ne m'a pas paru être évident pour quelques corpuscules dérivés de la dégénérescence de l'organe glandulaire.

§ 11. — Conclusions

Il résulte de cette étude de la métamorphose des larves des Chéilostomes, que :

L'*épiderme de l'oozoïde* est essentiellement constitué par l'épithélium palléal déplissé et l'épithélium régénéré du sac interne dévaginé de la larve ;

Le *rudiment polypidien*, à double vésicule, est obtenu par l'invagination du double épaississement méso-ectodermique, auquel se

joignent des éléments différenciés aux dépens des cellules endodermiques de la larve ;

Le *tissu mésenchymateux* et les *leucocytes* sont formés par la différenciation des éléments endodermiques qui se transforment en éléments mésenchymateux et par les cellules de même nature produites par l'épithélium épidermique.

Tous les organes larvaires non utilisés dans la constitution de l'oozoïde : couronne, ectoderme oral, organe piriforme et système neuro-musculaire subissent une dégénérescence granuleuse et une désagrégation les convertissant en petites masses sphériques qui sont *phagocytées* par les cellules mésenchymateuses et transformées en *corpuscules de rebut*, dont le groupement constitue le *corps brun*.

CHAPITRE XI

BOURGEONNEMENT

Tous les Bryozoaires Ectoproctes possèdent la faculté de se multiplier par voie de bourgeonnement, et, dans aucun cas, les bourgeons ne se séparent de l'organisme producteur. Les différents individus restent, en effet, associés les uns aux autres, formant des colonies sur la morphologie desquelles j'ai déjà donné quelques indications (p. 152 et suiv.). La forme de ces colonies est soumise au mode de bourgeonnement, sans doute, mais il ne faut pas croire que celui-ci s'effectue dans tous les cas et pour une même espèce d'une manière identique. Aussi, n'entrerai-je pas dans une étude du bourgeonnement considéré depuis la formation de l'oozoïde jusqu'aux formes coloniales dites adultes. Mes observations ne se rapportent qu'au bourgeonnement terminal, à celui qui s'opère au niveau des parties les plus jeunes de la colonie. Je pourrais donner d'assez longues indications sur la production des premiers blastozoïdes coloniaux, mais elle est conforme à celle des blastozoïdes terminaux dans les colonies adultes et je n'insisterai pas à cet égard.

Il ne sera donc question ici que du bourgeonnement terminal et encore ne s'agira-t-il que des Chéilostomes et des Cténostomes stolonifères. Les résultats auxquels je suis parvenu chez les Cyclostomes et chez les autres Cténostomes sont encore trop incomplets ; ils feront l'objet d'une publication ultérieure.

I. — Formation du bourgeon et origine du polypide

§ 1er. — Chéilostomes

Ainsi que je l'ai déjà dit dans les considérations générales sur la morphologie externe du bryarium (p. 153), tous les bryozoïdes d'une colonie ne donnent pas naissance qu'à un seul bourgeon, et

dans les différentes espèces, il existe toujours un certain nombre de bryozoïdes produisant deux et même trois bourgeons. Parmi les Chéilostomes dont j'ai observé le bourgeonnement, l'*Eucratea Lafontii* est la seule dont tous les bryozoïdes produisent trois bourgeons, mais dont un et quelquefois deux d'entre eux avortent assez souvent. Dans toutes les autres espèces, on ne constate qu'un ou deux bourgeons pour chaque bryozoïde et ce dernier cas ne se produit qu'au niveau des dichotomisations chez les espèces bisériées, tandis qu'il est réalisé en plusieurs points variables chez les espèces plurisériées.

Dans l'*Eucratea Lafontii*, quel que soit le nombre des bourgeons atteignant leur complet développement, chacun d'eux se développe séparément des autres et toujours d'une manière uniforme. Il n'en est pas de même pour les autres espèces où le bourgeonnement offre des caractères quelque peu différents, suivant qu'il y a formation d'un ou de deux bourgeons aux dépens d'un même bryozoïde.

a. — *Cas où le bryozoïde ne produit qu'un seul bourgeon*

Lorsque le polypide du blastozoïde terminal a atteint un certain développement, très variable suivant les espèces et suivant les époques de l'année, la cavité de ce blastozoïde se subdivise par un cloisonnement transversal en deux parties secondaires, l'une inférieure ou proximale, forme la cavité générale du bryozoïde subterminal, l'autre, supérieure ou distale, constitue la cavité du bourgeon. Ainsi se produit, par un simple cloisonnement, le bourgeon terminal, dans lequel apparaît bientôt un rudiment polypidien. Ce bourgeon s'accroît à son tour, le polypide se développe, et, par une nouvelle division de la cavité du bourgeon dans la partie distale, il se produit un nouveau bourgeon.

Ce mode de formation du bourgeon est de beaucoup le plus général, et je l'ai observé dans toutes les espèces, à l'exception de *Bugula neritina*. Dans celle-ci, et dans certains cas seulement chez les autres Bugules, alors que le bourgeonnement s'opère pendant la belle saison d'une manière très active, on remarque dans la cavité du blastozoïde terminal, l'existence simultanée de deux polypides à des stades différents de développement : l'un, inférieur, d'un développement généralement assez avancé ; l'autre, supérieur, rudimentaire (Pl. XII, fig. 4). Dans ces conditions, le cloisonnement ne

s'effectue que plus tardivement et, pendant un certain temps au moins, la cavité terminale renferme deux polypides.

Le bourgeonnement se trouve donc caractérisé par l'apparition d'une cloison transversale, délimitant la cavité du bourgeon de celle du bryozoïde qui l'a produit et qui est devenu subterminal, et par la différenciation d'un rudiment polypidien qui a lieu, soit avant, soit après la formation de la cloison.

Sur les coupes longitudinales et transversales pratiquées dans les bryozoïdes terminaux avant que le cloisonnement transversal ne se soit opéré et que le rudiment polypidien n'ait apparu, ces bryozoïdes terminaux se montrent constitués dans leur portion distale par un épithélium périphérique, revêtu d'une cuticule en partie calcifiée, limitant la cavité du bryozoïde dans laquelle se trouvent, avec un polypide plus ou moins développé, de nombreux éléments mésenchymateux. Cet épithélium représentant l'épiderme est formé de cellules columnaires, ou tout au moins cubiques, qui sont le siège d'une prolifération très active, plus active sur les faces dorsale et latérales que sur la face frontale, donnant les éléments mésenchymateux de la cavité qu'elles limitent.

Le cloisonnement transversal qui forme la paroi inférieure du bourgeon ne s'opère pas de la même manière dans les différentes espèces. Il se produit toujours dans la région du blastozoïde terminal où les cellules épithéliales se divisent activement ; mais, tandis que dans toutes les espèces peu calcifiées, il m'a paru s'effectuer suivant le mode que j'ai déjà décrit à propos de la *Bugula Sabatieri* (p. 124-125), chez toutes les espèces fortement calcifiées, au contraire, il a lieu par une invagination de l'épithélium.

Chez toutes les Bugules, en effet, et chez *Scrupocellaria reptans*, *Caberea Boryi*, *Flustra securifrons* et *Membranipora pilosa*, les éléments mésenchymateux provenant de la prolifération épidermique, se groupent de manière à constituer un bourrelet périphérique et subterminal qui, s'accroissant de plus en plus vers le centre de la cavité du blastozoïde, forme finalement un disque plein. Dans ce disque, les cellules s'orientent sur deux plans superposés entre lesquels la cuticule interzoéciale se développe.

Dans les espèces fortement calcifiées, l'épithélium s'épaissit suivant un cercle périphérique et s'invagine ensuite à ce niveau. L'invagination va s'accroissant de plus en plus sur les différentes faces du blastozoïde et les bords internes se rejoignant vers le centre, la

séparation de la cavité du bourgeon de celle du bryozoïde subterminal devient complète. Les figures 8 et 9 (Pl. XIII) représentent une portion de section longitudinale du bryozoïde terminal de *Lepralia Pallasiana*, dans lequel le cloisonnement transversal s'opère. Dans la figure 8, l'invagination est au début de sa formation ; dans la figure 9, elle est beaucoup plus avancée, et on peut remarquer dans la cavité d'invagination, la cuticule (*cl*) qui constituera la paroi squelettique interzoéciale.

L'origine du rudiment polypidien, quel que soit le moment de son apparition, est encore la même que celle que j'ai décrite pour les bourgeons blastozoïdaux de la *Bugula Sabatieri* (p. 125), et, comme dans ces derniers, la situation primitive est soumise à quelques variations. Toutes les fois que le cloisonnement s'effectue avant l'apparition du rudiment, celui-ci est toujours situé au niveau de la cloison contre laquelle il se forme ; au contraire, le rudiment polypidien se développe au niveau de la paroi dorsale du blastozoïde lorsque son apparition précède la formation de la cloison.

Quoi qu'il en soit, le polypide se présente toujours dans les stades les plus jeunes sous la forme d'un petit massif cellulaire, constitué par le groupement des éléments mésenchymateux produits par la prolifération épidermique, soit que ceux-ci ne se séparent pas tout d'abord de l'épithélium (Pl. XIII, fig. 4, *rp*), soit qu'ils deviennent complètement libres, pour ne se réunir entre eux que plus tard (Pl. XIII, *rp*).

A l'exception de l'*Aetea anguina*, chez laquelle il ne m'a pas été permis d'observer la formation du polypide, dans les trente et une autres espèces, j'ai pu constater le stade massif du rudiment polypidien et, dans aucun cas, je n'ai observé une forme pouvant rappeler une invagination des parois du bryozoïde. Les figures 4 et 7 (Pl. XIII), que j'aurais pu d'ailleurs multiplier, sont suffisamment éloquentes pour qu'il devienne inutile d'insister à cet égard.

Lorsque le massif polypidien est formé, il devient libre par rapport à l'épithélium périphérique et, par simple écartement cellulaire, il se produit alors une cavité autour de laquelle les éléments du massif se différencient en deux couches cellulaires superposées : c'est le *stade de la double vésicule*.

Avant d'entrer dans le développement ultérieur du bourgeon, j'exposerai d'abord sa formation dans les autres cas.

b. — *Cas où le bryozoïde produit deux bourgeons.*

Ce cas diffère peu du précédent, et c'est encore par un cloisonnement transversal que la cavité du blastozoïde terminal est subdivisée en deux parties secondaires : la cavité du blastozoïde subterminal, et la cavité marginale aux dépens de laquelle se constituera la cavité des deux bourgeons. Un premier rudiment polypidien se forme dans les mêmes conditions que précédemment, suivi de près par un second rudiment de même origine, l'un à droite, l'autre à gauche de la portion inférieure de la cavité marginale. Mais, celle-ci ne tarde pas à être subdivisée à son tour par une cloison longitudinale sagittale qui sépare ainsi nettement les deux bourgeons issus d'un même bryozoïde.

La formation de la cloison sagittale s'effectue dans tous les cas suivant le même mode que la cloison transversale dans les espèces peu calcifiées, et il n'y a jamais invagination de l'épiderme. L'épaississement formé par la prolifération des cellules de ce dernier, débute tout à fait à la partie terminale de la cavité commune et s'étend de proche en proche entre la paroi frontale et la paroi dorsale, jusqu'à la rencontre de la paroi interzoéciale inférieure.

c. — *Cas de l'Eucratea Lafontii.*

Dans cette espèce, les trois bourgeons, dont l'un est médian et les deux autres latéraux, se produisent par trois évaginations distinctes de la partie supérieure de la paroi dorsale du blastozoïde terminal. Ces évaginations, de forme tubuleuse, communiquent un certain temps avec la cavité générale du blastozoïde dont elles dérivent, et s'en séparent plus tard par une cloison basilaire. Les trois bourgeons sont dès lors individualisés et aptes à subir leur développement ultérieur. Le plus souvent, deux d'entre eux seulement continuent leur évolution, tandis que le troisième reste dans cet état rudimentaire.

L'épiderme du blastozoïde terminal conserve dans la partie supérieure et dorsale les caractères palissadiques, jusqu'au moment où il a formé les trois évaginations tubulaires. Celles-ci sont constituées par un épithélium à éléments étroits, allongés et presque fusiformes, revêtu d'une cuticule qui se calcifie de très bonne heure. Il limite une cavité dans laquelle on observe de nombreux

éléments mésenchymateux issus de la prolifération des cellules épidermiques. La séparation de chaque bourgeon de la cavité générale du bryozoïde devenu subterminal, est produite par un disque cellulaire formé d'éléments mésenchymateux groupés entre eux et s'orientant suivant deux plans entre lesquels se développe la cloison interzoéciale.

La cavité du bourgeon, d'abord très réduite, est bientôt envahie par les éléments mésenchymateux qui se réunissent dans le voisinage de la cloison en un massif cellulaire constituant le rudiment du polypide. Mais cette cavité s'accroît alors rapidement et forme un long prolongement tubuleux (Pl. XIII, fig. 10) qui ne tarde pas à se renfler distalement, de manière à acquérir progressivement la forme qui caractérise le bryozoïde adulte (Pl. VIII, fig. 9). Le rudiment polypidien (Pl. XIII, fig. 10, *rp*) passe successivement du stade massif au stade creux et au stade de la double vésicule, après quoi il subit les mêmes transformations que les jeunes polypides des autres espèces.

§ 2. — Cténostomes stolonifères

Dans ce groupe des Cténostomes, les bourgeons blastozoïdaux, sont produits par des évaginations des parois du stolon dans les parties les plus jeunes de ce dernier. Ils se présentent tout d'abord comme de simples saillies qui deviennent de plus en plus volumineuses et prennent la forme d'une grosse vésicule légèrement allongée.

A ce stade, ces bourgeons se montrent constitués par un épithélium columnaire, revêtu d'une mince cuticule, entourant une cavité dans laquelle se trouvent un grand nombre d'éléments mésenchymateux, et qui communique avec la cavité du stolon. Un cloisonnement s'effectue à la base de l'insertion du bourgeon sur le stolon et ainsi s'individualise le bourgeon. L'épithélium de ce dernier, l'épiderme, dont les cellules se multiplient très activement, fournit sans cesse des éléments mésenchymateux qui occupent bientôt toute la cavité du bourgeon. Pressés les uns contre les autres, ces éléments se groupent et constituent un massif central autour duquel continuent à se disposer des cellules mésenchymateuses. Ce massif cellulaire, qui n'est autre chose que le rudiment polypidien, devient de plus en plus distinct des cellules mésenchymateuses qui

l'entourent et passe du stade massif au stade creux (Pl. XIII, fig. 11, *rp*). Un peu plus tard, les cellules du rudiment se différencient autour de la cavité centrale, en deux couches concentriques dont l'externe reste en relation avec les éléments mésenchymateux qui lui font occuper des positions diverses dans la cavité du bourgeon (Pl XIII, fig. 13, *rp*). Il est parvenu au stade de la double vésicule.

Il résulte donc que dans les Chéilostomes à colonie non unisériée, le bourgeon blastozoïdal se sépare simplement du bryozoïde terminal par un simple cloisonnement. Chez les Chéilostosmes unisériés, tels que l'*Eucratea Lafontii* et chez les Cténostomes stolonifères, par suite même de l'indépendance des bryozoïdes entre eux, le bourgeon se forme par une invagination des parois du blastozoïde terminal pour *Eucratea*, ou du stolon pour les Stolonifères. Quant au rudiment polypidien, quelle que soit l'espèce, il apparaît toujours sous la forme d'un massif cellulaire constitué par les éléments mésenchymateux résultant de la prolifération de l'épithélium épidermique. Ce n'est que dans les stades ultérieurs qu'il se montre pourvu d'une cavité centrale et des deux couches cellulaires classiques.

§ 3. — Historique

Peu d'auteurs se sont occupés du mode de bourgeonnement proprement dit et, à l'exception des travaux de **Smitt** (65), **Nitsche** (71) et **Barrois** (77), on ne trouve que bien peu de renseignements sur ce sujet. Il n'en est pas de même en ce qui concerne l'origine du polypide dans les jeunes bourgeons, sur laquelle il a été émis des opinions assez nombreuses et assez diverses

Pour **Claparède** (71), le rudiment polypidien est constitué par une invagination de l'endocyste *(Bugula, Scrupocellaria)*.

Nitsche (71), dans *Flustra membranacea*, décrit le jeune polypide comme apparaissant après la formation de la cloison interzoéciale, sous l'aspect d'un épaississement de l'endocyste, qui devient libre plus tard dans la cavité de la jeune loge, où il différencie ses deux couches et sa cavité centrale.

Salensky (74) n'a jamais observé que des rudiments déjà pourvus de leurs deux couches constitutives sur l'origine desquelles il ne se prononce pas, d'ailleurs.

Joliet (77), recherchant les fonctions du prétendu système nerveux colonial, constate que dans la plupart des cas (*Eucratea chelata, Beania mirabilis, Membranipora membranacea, Membranipora pilosa, Lepralia Martyi, L. granifera, Vesicularia spinosa* et *Valkeria cuscuta*), le bourgeon-polypide se forme aux dépens du tissu endosarcal.

Hincks (80) partage l'opinion de **Joliet** et conclut de ses observations que si quelques auteurs ont rapporté à l'endocyste l'origine du polypide, c'est qu'ils n'avaient pas établi une distinction suffisante entre l'endocyste et l'endosarc de **Joliet**. Toutefois, il ajoute que l'endocyste contribue, dans une certaine mesure, à la formation du rudiment polypidien, mais il ne donne aucune explication de cette restriction.

Haddon (83) essaie de retrouver dans le polypide des représentants des trois feuillets embryonnaires. Il décrit et figure le bourgeon polypidien de *Flustra securifrons, Flustra papyracea, Bugula flabellata* et *Alcyonidium gelatinosum,* le plus souvent à un stade très avancé, et, des relations qu'il présente avec l'endocyste d'une part, et le tissu funiculaire d'autre part, il tire la conclusion que le bourgeon polypidien a une origine double, à la fois hypoblastique et épiblastique.

Vigelius (83 et 84), dans *Flustra membranaceo-truncata*, a observé que, dans les jeunes loges, le polypide faisait son apparition sous la forme d'un petit massif cellulaire constitué, sans doute, par des éléments du tissu parenchymateux. Il n'a jamais constaté, au sein de ce massif, l'existence d'une différenciation cellulaire pouvant être rapportée à un tissu endodermique. Ce n'est que dans les phases ultérieures du développement que le rudiment se montre formé de deux couches cellulaires et d'une cavité centrale.

Joliet (86), répondant aux critiques formulées par **Haddon**, revient à ses conclusions primitives (77) et apporte quelques nouvelles observations (*Eucratea chelata*) à l'appui de son opinion sur l'origine purement endosarcale du bourgeon polypidien dans beaucoup de cas.

Seeliger (90) fait une étude plus approfondie de la formation du rudiment dans *Bugula avicularia* et dit être parvenu aux mêmes résultats chez *Eucratea Lafontii*. D'après cet auteur, le polypide serait formé par une invagination de l'ectoderme (épithélium cylindrique) autour de laquelle les cellules mésenchymateuses se grou-

pent de manière à constituer la deuxième couche du bourgeon polypidien.

Enfin, **Davenport** (91) se range à l'opinion de **Seeliger,** et, comme lui, il a vu le rudiment du polypide se former dans *Flustrella hispida* et *Lepralia Pallasiana* par une invagination des deux couches ectodermique et mésodermique qui constituent les parois de la loge zoéciale.

§ 4. — Discussion

Les conclusions de ces différents auteurs sur l'origine du polypide sont loin d'être semblables et, si on en excepte celle de **Haddon**, qui est basée sur des observations incomplètes, on peut les grouper autour de trois opinions principales :

1° Celle de **Nitsche** (71), qui attribue au polypide une origine endocystaire et une forme initiale massive, privée de toute sorte de cavité par conséquent ;

2° Celle de **Joliet** (77), partagée par **Hincks** et **Vigelius**, d'après laquelle le rudiment polypidien se constituerait uniquement aux dépens du tissu mésenchymateux ;

3° Celle de **Seeliger** (98), soutenue par **Davenport** et généralement admise aujourd'hui, faisant dériver le jeune polypide d'une invagination de l'épithélium ectodermique, autour de laquelle les éléments mésenchymateux, suivant **Seeliger,** ou la couche mésodermique pariétale, suivant **Davenport**, formerait le deuxième feuillet.

D'après ce que j'ai dit du mode d'apparition du rudiment polypidien dans les divers cas, il est bien évident que la vérité se trouve entre l'opinion de **Nitsche** et celle de **Joliet**. Ces deux opinions se concilient très bien, si l'on se rappelle que les éléments mésenchymateux de la cavité du bourgeon proviennent de la prolifération de l'endocyste ou épiderme. D'ailleurs, ainsi que je l'ai fait observer pour *Bugula Sabatieri* et pour les autres Chéilostomes, le rudiment peut se former en contact avec l'endocyste de la paroi dorsale ou de la paroi latérale (Pl. V, fig. 7 et 8 ; Pl. XIII, fig. 4, *rp*), ou bien encore en contact avec l'endocyste de la paroi interzoéciale inférieure (Pl. V, fig. 9 ; Pl. XIII, fig. 7 et 10 — *rp.*) Dans les différents cas, on peut même constater la réunion tardive au rudiment polypidien de cellules mésenchymateuses libres dans la

cavité du bourgeon et n'appartenant plus à l'épithélium épidermique.

Quant à l'opinion de **Seeliger**, elle est basée sur des recherches faites dans une espèce (*Bugula avicularia*) que j'ai observée moi-même avec la plus grande attention, et dans laquelle je n'ai constaté rien de semblable aux faits rapportés par cet auteur. Les figures 3 et 6 de la Planche XXVI accompagnant le mémoire de **Seeliger** se retrouvent assez fréquemment dans les bourgeons de *Bugula avicularia;* mais il n'en est pas de même pour les figures 7 à 18 de la même planche que je n'ai jamais rencontrées sur aucune de mes préparations. La figure 4 (Pl. XIII) de ce présent travail, se rapporte à la même espèce (*B. avicularia*), et il est permis de juger combien il y a loin de la forme du rudiment polypidien (*rp*) à celle indiquée par **Seeliger**, et dans laquelle l'invagination est très apparente.

Il en est de même pour les observations de **Davenport,** bien que, dans une certaine limite, j'aie pu m'expliquer l'erreur commise par cet auteur. J'ai, en effet, débité en coupes un grand nombre de colonies de *Lepralia Pallasiana* que j'ai examinées avec un soin scrupuleux, et j'ai toujours constaté que, contrairement aux assertions de **Davenport**, le rudiment polypidien ne se formait qu'après l'apparition de la cloison qui sépare le bourgeon du blastozoïde subterminal (Pl. XIII, fig. 7). D'autre part, j'ai souvent observé sur mes coupes des invaginations de l'épiderme, telle que celle représentée par la figure 8 (Pl. XIII), qui, après un examen un peu superficiel, pourraient être considérées comme le début de la formation du rudiment polypidien et qui, je crois, ont été regardées ainsi par **Davenport,** (V. la fig. 74, Pl. IX, de son Mémoire). Mais, en suivant sur les différentes coupes l'évolution de cette invagination, on ne tarde pas à voir la cloison cuticulaire (Pl. XIII, fig. 9, *cl*) se développer dans la cavité d'invagination et constituer la paroi squelettique interzoéciale, à la face supérieure de laquelle le rudiment polypidien ne se forme qu'un peu plus tard.

§ 5. — Conclusion

De tous ces faits, je conclurai que chez les Chéilostomes et les Cténostomes stolonifères, le rudiment polypidien ne se produit, dans aucun cas, par une invagination de l'épiderme. Il se forme toujours par le groupement *massif* d'éléments mésenchymateux

résultant de la prolifération des cellules épidermiques. Le *stade creux* et le *stade de la double vésicule* ne sont que des phases ultérieures du développement du polypide.

II. — Développement du système tégumentaire

Une fois le bourgeon séparé du bryozoïde ou du stolon qui lui a donné naissance, il accroît rapidement ses dimensions et ne tarde pas à acquérir sa forme définitive. Les cellules épithéliales qui forment l'épiderme du nouveau blastozoïde, ne conservent leur forme cubique ou columnaire que dans la portion distale du bourgeon où elles continuent à produire, par leurs divisions, des éléments fusiformes mésenchymateux, gagnant la cavité générale (Pl. XIII, fig. 10 et 11, *ep*). Dans la région proximale, au contraire, l'épithélium passe graduellement à la forme pavimenteuse et revêt les caractères de l'épiderme des bryozoïdes adultes. La cuticule sécrétée par les cellules épidermiques s'épaissit légèrement, se calcifie dans les espèces à ectocyste simple calcifié, ou s'imprègne des diverses substances qui caractérisent sa nature dans le bryozoïde adulte.

Dans les espèces à ectocyste double, sur les coupes longitudinales et transversales du bourgeon, on constate la formation d'une traînée de cellules mésenchymateuses, s'étendant depuis l'épaississement cuticulaire, qui formera l'opercule, jusqu'aux bords de la paroi frontale. Dans les stades plus avancés du développement du bourgeon, ce plateau cellulaire, évidé au niveau de l'opercule, se montre plus épais, et, comme dans la formation des cloisons interzoéciales, les cellules s'y orientent sur deux plans, entre lesquels se développe la cuticule du cryptocyste (Pl. XIII, fig. 20, *cry*). Celle-ci se calcifie progressivement, diminuant de plus en plus l'espace hypostégique (*h*).

III. — Développement du polypide

Le développement du polypide dans les différentes espèces chéilostomes et cténostomes — et il m'a paru en être de même chez les Cyclostomes — s'effectue suivant des processus identiques, soit

qu'il s'agisse du polypide de l'oozoïde ou du bourgeon terminal, soit aussi du polypide régénéré dans les bryozoïdes adultes. Ce mode de développement ne diffère que très peu, d'ailleurs, de celui que j'ai déjà décrit pour la *Bugula Sabatieri* (p. 139 et suiv.). Les quelques modifications que l'on y constate ne se manifestent que chez les Cténostomes et se rapportent au développement de la musculature de la gaine tentaculaire et à la différenciation, aux dépens de la région cardiaque de l'estomac, d'un gésier, toutes les fois que celui-ci existe dans le polypide adulte.

Je ne reviendrai donc pas sur tous les détails que j'ai donnés à propos du développement du polypide dans la *Bugula Sabatieri*. Il me suffira d'indiquer les principaux traits qui caractérisent la transformation de la double vésicule polypidienne en un polypide définitivement organisé.

Une fois le stade de la double vésicule atteint, celle-ci, dont la forme arrondie est légèrement allongée suivant l'axe du cystide, du bourgeon ou du bryozoïde, se subdivise par un pincement latéral de ses parois en deux portions bien distinctes, comprenant chacune une partie de la cavité vésiculaire primitive : une portion que l'on peut appeler frontale — en ce qu'elle correspond pour le polypide régénéré à la paroi frontale du bryozoïde, et qui, dans le bourgeon et dans le cystide, se trouve placée en regard de la partie des parois de ces derniers, constituant plus tard la paroi frontale du blastozoïde ou de l'oozoïde — et une portion opposée, dorsale. La partie frontale, beaucoup plus développée que l'autre, forme ultérieurement toute la région du polypide comprise entre l'orifice zoécial et le commencement de la région cardiaque de l'estomac ; la partie dorsale, au contraire, donne l'estomac et le rectum, et mérite le nom de *diverticule intestinal* que je lui ai donné. Les deux couches cellulaires du rudiment, interne (*ci*) et externe (*ce*), entrent dans la constitution de chacune de ces deux parties, dont la distinction s'établit graduellement, ainsi qu'on peut en juger par les figures 5 et 6 (Pl. XIII), qui représentent des sections transversales du jeune polypide. Cependant, il existe un point où les deux cavités secondaires communiquent entre elles, et qui, dans l'adulte, forme l'*anus*.

Les premiers changements que l'on observe après la constitution du diverticule intestinal, est un élargissement de la cavité frontale auquel correspond un amincissement de la partie frontale des deux

couches cellulaires. Bientôt après, celles-ci forment des saillies s'avançant dans cette cavité, que l'on distingue aussitôt comme les rudiments des *tentacules* (Pl. XIII, fig. 6 et 21, *t*), et que recouvre la partie amincie de la vésicule qui donnera la *gaine tentaculaire* (*gt*). En même temps que les mamelons tentaculaires se dessinent davantage, la couche cellulaire externe qui constitue la portion centrale de ces saillies tentaculaires, montre, au niveau même de la base de celle-ci, un écartement cellulaire, l'ébauche du *canal circulaire* (Pl. XIII, fig. 6, *cc*). Au fur et à mesure du développement des tentacules, ce dernier devient de plus en plus apparent (Pl. XIII, fig. 13, 19 et 20, *cc*), et, de proche en proche, s'étend tout autour de la vésicule, ainsi que dans l'épaisseur de la portion centrale tentaculaire formée par la couche cellulaire externe du rudiment. Le canal circulaire et les *canaux tentaculaires* sont dès lors constitués.

Pendant la formation de ces derniers organes, les autres parties du rudiment polypidien ne sont pas restées inactives. Le *pharynx* (*ph*) et l'*œsophage* (Pl. XIII, fig. 19 et 14, *œs*) se sont différenciés. De même, le diverticule intestinal s'est subdivisé par un léger étranglement circulaire en deux parties, dont l'une, le *rectum*, s'ouvre encore dans la cavité frontale devenue la cavité de la gaine tentaculaire, tandis que l'autre, terminée en cæcum, l'*estomac*, s'évagine du côté correspondant à l'œsophage et forme un deuxième cæcum. Celui-ci, qui donne la partie cardiaque dans tous les Ectoproctes, n'est pas encore parvenu au contact de l'œsophage, que déjà, chez les Cténostomes à gésier, on constate à l'origine du cæcum cardiaque la différenciation de cet organe, au niveau même où, dans les autres espèces, se formera la partie non glandulaire de l'estomac. Finalement, la cavité œsophagienne et la cavité cardiaque se mettent en communication et le polypide est presque définitivement constitué. Mais, le plus généralement, avant que cette communication ne s'établisse, on remarque une invagination de l'épithélium pharyngien du côté du diverticule intestinal, qui s'individualisera progressivement et constituera le *ganglion nerveux*.

Les éléments de la couche cellulaire interne du rudiment qui constitue le revêtement interne des cavités pharyngienne, œsophagienne, stomacale, rectale et vaginale, n'ont plus qu'à se différencier pour donner les épithéliums de structure variée qui caractérisent l'organisation de l'adulte.

Quant aux éléments de la couche cellulaire externe du rudiment, ils conservent toujours un peu leurs caractères primitifs; ils sécrètent la membrane basale qui constitue le soutènement de tout le polypide, et forment le revêtement externe des différentes régions ainsi que les fibres musculaires plus ou moins différenciées que nous avons observées dans l'adulte, et aussi le revêtement interne des tentacules et du canal circulaire. C'est encore aux dépens de cette couche cellulaire que se développent les fibres du *muscle grand rétracteur* (Pl. XIII, fig. 14 et 20, *mugr*).

La gaine tentaculaire, représentée par la région amincie (Pl. XIII, fig. 6, 19 et 21, *gt*) des deux couches cellulaires de la partie frontale de la double vésicule primitive, prend un développement de plus en plus grand, mais à caractère variable, suivant qu'on s'adresse aux Chéilostomes ou aux Cténostomes.

Chez les Chéilostomes, ainsi que nous l'avons vu d'ailleurs dans *Bugula Sabatieri*, elle forme un cône membraneux (Pl. XIII, fig. 20, *gt*) dont le sommet se continue en un cordon cellulaire plein (Pl. XIII, fig. 20, *gt'*), à l'aide duquel tout le polypide est suspendu à la paroi frontale du cystide ou du bourgeon, ou encore du bryozoïde, dans la région de cette paroi où se formera l'orifice zoécial. Ce cordon est formé en grande partie d'éléments mésenchymateux groupés et réunis à la couche cellulaire externe de la gaine, qui, d'autre part, se trouvant en relation avec l'épiderme frontal dont les cellules se divisent encore assez activement, exercent une traction sur la gaine et occasionnent le relèvement du polypide. D'autres éléments mésenchymateux se mettent encore en relation avec le revêtement externe de la gaine et constituent huit traînées cellulaires, également écartées les unes des autres, reliant cette dernière aux parois du futur bryozoïde, ou du bryozoïde s'il s'agit du polypide régénéré. Des différenciations s'effectuent dans ces tractus qui forment finalement les bandes musculaires pariéto-vaginales. Les fibres musculaires longitudinales et circulaires de la gaine apparaissent, un écartement cellulaire s'effectue dans le cordon cellulaire de l'intérieur vers l'extérieur, les éléments mésenchymateux de la partie inférieure de ce cordon se transforment en fibres musculaires pariéto-diaphragmatiques, les régions diaphragmatique et sus-diaphragmatique se différencient, en un mot, aux dépens du cordon cellulaire massif d'origine mésenchymateuse. La gaine tentaculaire possède dès lors sa structure définitive.

Chez les Cténostomes, la gaine tentaculaire offre primitivement la même structure que dans les Chéilostomes (Pl. XII, fig. 21, *gt*); mais les modifications ultérieures varient quelque peu. Les cellules mésenchymateuses de la cavité générale du cystide, du bourgeon ou du bryozoïde, suivant le cas, se groupent encore ici de manière à constituer, non plus un simple tractus, mais un massif assez volumineux ayant la forme d'un cône tronqué ou d'un cylindre, intimement uni à la couche cellulaire externe de la gaine, et relié d'autre part à la paroi de l'orifice zoécial par des cellules mésenchymateuses. Ce cône sus-vaginal contracte des adhérences de plus en plus grandes avec l'épiderme, auquel il finit par se trouver intimement uni (Pl. XIII, fig. 14, *gt'*).

Mais, bien avant qu'il en soit ainsi, on constate facilement sur le vivant, et mieux encore sur les coupes, l'existence d'une cavité située du côté de la grande base du cône et distincte de la cavité de la gaine tentaculaire, dont elle est séparée par la couche interne de la gaine. Cette cavité, produite par simple écartement cellulaire, ainsi qu'on peut le voir en *gt'*, sur la figure 14 (Pl. XIII), s'accroît au fur et à mesure de l'allongement du cône et du rapprochement de ce dernier de l'épiderme, en même temps que les cellules du massif se disposent autour d'elle en deux couches bien distinctes : une couche interne limitant la cavité, formée d'une seule rangée cellulaire, et une couche périphérique à éléments assez irrégulièrement disposés et situés sur plusieurs plans, dans la partie voisine de la gaine tout au moins.

Le cône sus-vaginal n'est pas encore adhérent à l'épiderme que déjà il se montre pourvu, à la périphérie, de nombreuses fibres musculaires, le reliant aux parois squelettiques (Pl. XIII, fig. 14, *mupv*). Ces fibres, qui constituent les muscles pariéto-vaginaux, forment d'abord quatre groupes longitudinaux, et ce n'est que plus tard qu'elles se subdivisent en huit rangées secondaires rapprochées deux à deux. Leur apparition très précoce est constante dans toutes les espèces cténostomes du groupe des Stolonifères ; elle est plus tardive dans *Pherusa tubulosa* et *Flustrella hispida*, où le cône vaginal adhère à l'épiderme avant que ces fibres ne se soient différenciées.

Sur les coupes longitudinales et transversales, on distingue encore à ce stade précoce la section des fibres musculaires circulaires et longitudinales qui existent aussi dans la gaine tentaculaire

proprement dite. Elles se montrent au-dessus de la membrane basale avec les éléments de la couche cellulaire externe, aux dépens de laquelle elles se sont formées (Pl. XIII, fig. 14 et 22, *fmc*).

Enfin, lorsque le cône sus-vaginal s'est mis en contact avec l'épiderme, une légère orientation des éléments de ce dernier fait qu'il s'établit une continuité entre l'épiderme et la couche cellulaire interne du cône, tandis que la couche cellulaire externe se confond avec le réseau mésenchymateux pariétal. La cavité sus-vaginale s'ouvre alors dans celle de la gaine tentaculaire, et il y a encore à ce niveau continuité entre l'épithélium interne de la gaine et la couche interne du cône. Celle-ci forme une petite saillie à l'intérieur de la cavité sus-vaginale (Pl. XIII, fig. 22, *b*), sur laquelle se développe un peu plus tard la collerette sétiforme, caractéristique des Cténostomes. Cette saillie délimite, en outre, supérieurement, une petite cavité (*d*) correspondant à la région diaphragmatique, beaucoup plus développée ici que dans les Chéilostomes.

Les muscles pariéto-diaphragmatiques apparaissent à leur tour, complétant ainsi la structure du polypide. Mais l'orifice zoécial n'est pas encore formé, et il est intéressant d'en suivre l'évolution qui ne s'accomplit pas suivant les processus qu'on lui a attribués. La figure 22 (Pl. XIII) montre une section longitudinale de la partie sus-vaginale du polypide, au stade qui précède immédiatement la communication de la cavité du cône avec le milieu extérieur. Les deux couches cellulaires internes du cône ne sont pas encore complètement distinctes dans la région médiane, que supérieurement elles sont séparées l'une de l'autre par une coulée de substance cuticulaire. Celle-ci pénètre de plus en plus entre ces deux couches et finit par atteindre la couche sus-vaginale, dont elle recouvre progressivement les parois. Parvenue au niveau des saillies *b*, la sécrétion des cellules limitant la cavité continuant à se produire, elle se relève et forme la collerette sétiforme. Mais le développement des parois du cône sus-vaginal allant s'accentuant, la coulée supérieure se clive, aidée en cela par la contraction des muscles pariéto-vaginaux, et la communication se trouve ainsi établie entre le milieu extérieur et la cavité sus-vaginale. Le polypide peut se dévaginer à l'extérieur.

Il résulte de cette description très rapide du développement du polypide que, si les deux couches formant la double vésicule du

rudiment polypidien entrent, chacune pour sa part respective, dans la constitution de toute la partie sous-diaphragmatique du polypide (gaine tentaculaire proprement dite, tentacules, lophophore, œsophage, estomac, rectum et muscles grands rétracteurs), les parties diaphragmatique et sus-diaphragmatique ont, au contraire, une origine bien distincte. Elles dérivent d'un deuxième massif mésenchymateux qui se joint au premier déjà bien différencié, et, comme lui, passe successivement par le stade creux et le stade à double vésicule.

Le mode de formation de l'orifice zoécial et du diaphragme, leur origine, viennent à l'appui des observations anatomiques et démontrent avec l'évidence la plus manifeste les homologies que j'ai déjà signalées. On ne peut donc pas, chez les Cténostomes, donner le nom d'orifice zoécial à l'orifice diaphragmatique, et dans ce groupe, comme chez les Chéilostomes et les Cyclostomes, il doit être attribué à l'ouverture que présentent les parois squelettiques lorsque le polypide est complètement invaginé.

De même, les muscles pariéto-vaginaux des Cténostomes sont les homologues des bandes musculaires pariéto-vaginales des Chéilostomes et des Cyclostomes ; ils n'en diffèrent que par une différenciation musculaire beaucoup plus grande des éléments qui les constituent. On ne saurait refuser non plus les mêmes homologies aux muscles pariéto-diaphragmatiques, quel qu'en soit le nombre et le mode de groupement. Les uns et les autres sont, d'ailleurs, des formations secondaires indépendantes du rudiment polypidien.

§ 3. — Historique

Je ne passerai pas en revue chacune des opinions émises sur le développement des différentes parties du polypide. Un historique assez complet en a été donné par **Seeliger** (90) et par **Davenport** (91) pour qu'il soit inutile de le faire ici.

Pour **Seeliger** (90), le diverticule intestinal de *Bugula avicularia* conserverait toujours avec la portion supérieure de la double vésicule du rudiment une double liaison : une liaison supérieure correspondant à l'anus, et une liaison inférieure correspondant à la bouche. La gaine tentaculaire ne se formerait qu'aux dépens de la couche cellulaire interne du rudiment ; car « sur toutes les coupes bien réussies, dit-il, la couche mésodermique est réduite au revête-

ment externe de la partie intestinale proprement dite du polypide » (p. 587).

Prouho (90) et **Davenport** (91), donnent une description semblable du mode de formation du diverticule intestinal. Pour l'un comme pour l'autre, il est terminé en cæcum et ne communique avec la cavité supérieure du rudiment que par l'orifice qui formera plus tard l'anus. Enfin, ces deux auteurs sont d'accord pour reconnaître que les deux couches du rudiment entrent dans la constitution de la gaine tentaculaire.

Quant aux différenciations qui donnent à la gaine tentaculaire sa structure définitive, il n'existe que bien peu d'observations. **Prouho**, après avoir exposé très incomplètement le mode de formation de la partie sus-diaphragmatique de la gaine dans l'oozoïde de *Flustrella hispida* (90, p. 451), revient un peu plus tard (92, p. 565-567) sur la formation de l'orifice zoécial chez la *Pherusa tubulosa*. Selon cet auteur, le massif sus-vaginal est formé par une invagination de l'ectoderme terminal s'appliquant à l'extrémité distale de la double membrane vaginale. La cavité de l'invagination, séparée de l'extérieur par le revêtement cuticulaire de l'oozoïde, ne communique pas, non plus, avec l'extrémité de la gaine. Cette dernière communication n'a lieu qu'un peu plus tard, par l'apparition d'un orifice dans le septum intercavitaire ; et de même, la cuticule venant à disparaître au niveau de l'orifice d'invagination, la cavité de celle-ci est mise en relation avec le milieu extérieur. De ce mode de développement de la région vaginale sus-diaphragmatique **Prouho** conclut que les muscles pariéto-vaginaux ont une désignation impropre, puisque par leurs deux extrémités ils s'insèrent sur les parois de la zoécie.

§ 4. — Discussion

Les coupes longitudinales de jeunes polypides de la *Bugula Sabatieri*, représentées par les figures 14 et 16 (Pl. V) — et j'aurais pu multiplier ces figures dans les nombreuses espèces observées — démontrent surabondamment le bien fondé des opinions de **Davenport** et de **Prouho**, contrairement à celle émise par **Seeliger** sur la formation de la région digestive. Celle-ci n'apparaît pas, en effet, comme un tube complet reliant la bouche et l'anus ; elle se développe sous la forme d'un diverticule en cæcum, et ce n'est que

beaucoup plus tard, et lorsque la cavité œsophagienne s'est déjà différenciée, que la communication œsophago-cardiaque se produit. Enfin les différentes figures 11 à 16 (Pl. V) et 5, 6, 14, 19 et 21 (Pl. XIII) montrent aussi combien l'opinion de **Seeliger** sur la non-participation de la couche cellulaire externe du rudiment à la gaine tentaculaire, est erronée.

La description faite par **Prouho** du mode de développement de la région sus-diaphragmatique de la gaine tentaculaire dans l'oozoïde de *Pherusa tubulosa,* est loin d'être identique à celle que j'ai donnée de la formation de cette partie du polypide dans les Chéilostomes et dans les Cténostomes. Les divergences que l'on peut y constater sont suffisamment importantes pour mériter d'être discutées. Je n'ai pas observé ce développement sur les coupes d'oozoïdes de Cténostomes, mais je l'ai observé dans les Chéilostomes et aussi, sur le vivant, dans les oozoïdes de *Bowerbankia pustulosa, Amathia lendigera* et *A. semiconvoluta,* et je peux affirmer que les processus ne sont conformes dans aucun cas à ceux signalés par **Prouho**. Je les ai fort bien observés dans les blastozoïdes des Chéilostomes et des Cténostomes, et en particulier dans *Pherusa tubulosa,* et j'ai toujours constaté la formation du massif sus-vaginal d'une manière tout à fait indépendante de l'ectoderme ou de l'épiderme terminal. Sans contredit, si l'on n'examine qu'un des stades presque définitifs du développement de la région sus-diaphragmatique de la gaine tentaculaire, tel que celui représenté par la figure 22 (Pl. XIII), avant que l'orifice diaphragmatique ne soit percé, on peut considérer ces dispositions comme dérivées d'une invagination de l'épiderme (*ep*). Il n'en est pas de même lorsqu'on a un stade plus jeune, tel que celui représenté par la figure 14 (Pl. XIII), où le cône sus-diaphragmatique adhère à peine à l'épiderme (*ep*) qui en est très distinct et dont les éléments cylindriques ne présentent aucun signe d'invagination. Les dispositions sont encore plus frappantes dans les bourgeons moins développés, et il suffit d'examiner une colonie de *Bowerbankia* ou de *Vesicularia,* quelle qu'en soit l'espèce, pour voir par transparence le massif sus-diaphragmatique se former à une assez grande distance de l'épiderme, auquel il est relié seulement par quelques cellules mésenchymateuses produites précisément par cet épiderme.

D'autre part, ce n'est pas, non plus, par une disparition de la cuticule que la cavité vaginale s'ouvre dans le milieu extérieur, et la

figure 22 Pl. XIII qui est une reproduction très fidèle de la coupe à laquelle elle se rapporte, ne permet pas une semblable hypothèse. Il y a défamination, clivage, de la couche cuticulaire primitivement uniforme entre les deux feuillets cellulaires, internes, et non disparition de la cuticule externe au niveau de l'orifice zoécial.

§ 5. — Conclusions

De ces observations, il résulte que :

1° A l'exception du polypide de l'oozoïde, le rudiment polypidien passe successivement dans tous les autres cas, par le stade massif, le stade creux, le stade de la double vésicule et le stade à diverticule intestinal, auquel fait suite le stade tardif de la communication stomaco-œsophagienne. Dans le développement du polypide de l'oozoïde, le stade massif et le stade creux sont supprimés, et la forme primitive sous laquelle se présente le rudiment polypidien doit être rapportée au stade de la double vésicule, obtenu presque directement par l'invagination du double épaississement méso-ectodermique de la calotte de la larve.

2° Le diverticule intestinal, formé par un pincement incomplet de la partie supérieure des parois de la double vésicule du rudiment, ne communique, tout d'abord, avec la cavité frontale de cette dernière, que par un orifice, supérieur, qui devient l'anus. Ce diverticule, qui, par ses modifications, donne ultérieurement le rectum, le pylore, l'estomac proprement dit, le cæcum stomacal et le cardia (avec le jabot et le gésier lorsqu'ils existent), ne présente une nouvelle communication avec cette cavité frontale que lorsqu'il s'abouche avec l'œsophage, différencié lui-même aux dépens de la partie inférieure du plancher de cette dernière.

3° Les tentacules, d'abord massifs, sont constitués par un cylindre central provenant de la couche externe du rudiment, entouré d'une gaine cellulaire formée par la couche interne de ce dernier ; ils acquièrent un canal axial, le canal tentaculaire, par simple écartement des éléments du cylindre central, qui s'effectue aussi dans la région pharyngienne où il produit le canal circulaire. Dans le polypide adulte, ces éléments centraux forment le revêtement cellulaire interne du tentacule, tandis que la gaine extérieure en forme l'épithélium externe.

4° Le ganglion nerveux tire son origine, soit avant, soit après que

l'œsophage s'est mis en communication avec l'estomac, d'une évagination des parois pharyngiennes, desquelles il se sépare par étranglement progressif.

5° La gaine tentaculaire, représentée dans les plus jeunes stades du développement du polypide, par l'amincissement de la partie frontale des deux vésicules du rudiment, est reliée à l'épiderme terminal de l'oozoïde, du bourgeon ou du bryozoïde, suivant le cas, par un massif d'origine mésenchymateuse, aux dépens duquel se différencient les régions vaginales diaphragmatique et sus-diaphragmatique du polypide adulte ;

6° La musculature polypidienne intrinsèque et extrinsèque est formée par la différenciation d'éléments mésenchymateux appartenant, soit à la couche externe du rudiment polypidien, soit au tissu mésenchymateux de la cavité générale.

IV. — Origine et formation du tissu mésenchymateux et des leucocytes

§ 1er. — Origine du tissu mésenchymateux proprement dit

J'ai déjà décrit le mode de formation du tissu mésenchymateux dans l'oozoïde (p. 380 et 381) et nous l'avons vu se constituer, en partie, aux dépens des éléments mésenchymateux provenant de la différenciation des cellules endodermiques, et en partie aux dépens des éléments mésenchymateux produits par la multiplication des cellules ectodermiques de l'épiderme terminal. Dans le bourgeon, ce dernier conserve son activité prolifique et fournit encore de nombreux éléments qui, d'abord fusiformes, prennent dans la suite des caractères variables. On peut voir cette prolifération épithéliale sur les figures 4, 7, 10 et 11 (Pl. XIII), et, mieux encore, sur la figure 4 (Pl. VIII), représentant des sections longitudinales de la région blastogénétique des colonies. Sur cette dernière figure, quelques-unes des cellules épidermiques (*ep*) sont en voie de division caryocinétique. Au-dessous d'elles, on constate plusieurs éléments fusiformes venant de se dégager de l'épithélium limitant, libres dans la cavité du bourgeon ou unis entre eux par leurs extrémités effilées. Ces cellules mésenchymateuses, qui, sur les préparations

histologiques, se montrent le plus souvent distinctes entre elles et fusiformes, présentent sur le vivant un plus grand nombre de prolongements à l'aide desquels elles s'anastomosent, de manière à former un réseau semblable à celui représenté par la figure 9 (Pl. III). Il n'y a aucun doute à cet égard, et, dans la région bourgeonnante, le tissu mésenchymateux sous sa forme réticulée, simple et primitive, est essentiellement constitué par les éléments dérivés de la multiplication des cellules de l'épiderme terminal.

L'origine des cordons funiculaires est encore la même. Ils ne sont formés, en effet, que par un groupement d'éléments mésenchymateux fusiformes plus nombreux qui débute toujours dans la région terminale du bourgeon, au niveau où la cloison zoéciale s'établit. Les éléments mésenchymateux s'orientent suivant des traînées longitudinales ou transversales, s'accolent les uns aux autres et donnent les tractus funiculaires et leurs diverses anastomoses.

§ 2. — Origine des leucocytes

Les leucocytes qui, ainsi que je l'ait dit, doivent être considérés comme faisant partie du tissu mésenchymateux, tirent leur origine, dans le jeune bourgeon, des cellules mésenchymateuses libres. Celles-ci (Pl. VIII, fig. 4, *em*), dont la structure ne diffère pas tout d'abord de celle des éléments épithéliaux qui les ont produites, ne tardent pas à prendre un aspect réticulé (*em'*), et c'est dans cet état qu'elles entrent dans la constitution du tissu funiculaire où elles se chargent de granulations de plus en plus abondantes. C'est aussi par cet état que passent les leucocytes. Mais, tandis que pour les leucocytes vésiculaires (Pl. VIII, fig. 4, *v*), le réseau devient de plus en plus lâche, les mailles restant toujours vides, pour les leucocytes sphérulaires, au contraire, les mailles du réticulum protoplasmique se montrent pourvues de granulations sphériques, dont le nombre et les dimensions augmentent graduellement jusqu'à occuper la presque totalité de la cavité cellulaire (Pl. VIII, fig. 4, *ls*).

Ainsi donc, le tissu mésenchymateux, représenté par les cordons funiculaires, le plexus central, le réseau pariétal et les leucocytes, dérive des éléments à forme mésenchymateuse produits par la multiplication des cellules épithéliales de l'épiderme terminal du bourgeon.

§ 3. — Historique

Joliet (77) a été le premier à indiquer pour le tissu funiculaire (son endosarc), une origine endocystaire. Il a été suivi dans cette voie par **Vigelius** (85) qui, dans son étude de la *Flustra membranaceo-truncata*, rapporte le « *Parenchymgewebe* » à la prolifération des cellules cylindriques épithéliales de la région bourgeonnante.

Haddon (83) a mis en doute les observations de **Joliet**, et, d'après lui, le tissu mésodermique ne proviendrait pas de l'endocyste.

Ostroumoff (86) signale l'existence des cellules mésenchymateuses d'abord libres, entrant ensuite dans la formation du tissu funiculaire, mais n'en indique pas l'origine.

Enfin, **Seeliger** (90), **Davenport** (91) et **Prouho** (92) n'admettent pas que les cellules mésenchymateuses ou mésodermiques proviennent de l'épiderme du bourgeon, et, pour **Seeliger**, elles seraient fournies par le mésoderme de la zoécie qui a donné naissance aux bourgeons.

Les auteurs les plus récents ne reconnaissent donc pas l'origine épidermique des cellules mésenchymateuses du bourgeon, soit libres (leucocytes), soit groupées et formant les différentes parties du tissu mésenchymateux proprement dit. Il n'est, cependant, rien d'aussi facile à constater sur les parties coloniales en voie de bourgeonnement, et les nombreuses figures des planches V et XIII sont suffisamment éloquentes pour qu'il soit utile d'insister sur ce sujet.

§ 4. — Conclusions

Je terminerai en concluant que l'épiderme du bourgeon conserve, pendant tout le développement de ce dernier, son pouvoir prolifique, et que c'est à lui que doit être attribuée l'origine de tous les éléments entrant dans la constitution du tissu mésenchymateux.

V. — Bourgeonnement du stolon

Dans le groupe des Cténostomes stolonifères, l'oozoïde n'a pas encore atteint son développement complet qu'il existe déjà, dans la région basilaire du cystide, un certain nombre de prolongements

tubulaires adhérents au substratum, dont l'un se distingue de tous les autres par ses plus grandes dimensions. Ceux-ci servent à rendre plus complète la fixation de l'oozoïde au substratum. Le premier prend un développement de plus en plus grand et produit latéralement des bourgeons qui constituent, soit de simples ramifications du stolon, soit, au contraire, des blastozoïdes normaux.

Lorsqu'on examine la structure de la région terminale des rameaux du stolon, on remarque qu'elle est constituée par un épiderme palissadique dont les caractères sont les mêmes que ceux qu'il présente dans les blastozoïdes terminaux des Chéilostomes. Il est formé de cellules columnaires, dont la hauteur diminue graduellement au fur et à mesure qu'elles s'éloignent davantage de l'extrémité, et qui sont le siège d'une multiplication très active. Elles produisent de nombreux éléments mésenchymateux formant, ainsi que l'a observé **Joliet** (77-86), un parenchyme terminal, aux dépens duquel se différencie le cordon funiculaire axial et les leucocytes que l'on observe dans le stolon.

Ici encore, s'opèrent des cloisonnements transversaux établissant les entre-nœuds, et se développant dans l'épaisseur de disques cellulaires qui proviennent du groupement de cellules issues de la prolifération épidermique.

Le mode de formation du stolon aux dépens de l'oozoïde permet de le considérer comme un bourgeon blastozoïdal n'acquérant jamais de rudiment polypidien, mais conservant, cependant, la propriété de produire des bourgeons, dont les uns se développent en bryozoïdes normaux et dont les autres avortent encore et constituent des entre-nœuds stoloniens susceptibles eux-mêmes de bourgeonner de la même manière. Le cas des entre-nœuds fertiles de *Cylindracium dilatatum* que j'ai déjà signalé (p. 248) démontre que les filaments stoloniens sont bien des groupements d'individualités coloniales dans lesquels le polypide ne se développe généralement pas.

VI. — Bourgeonnement aviculairien.

Chez toutes les espèces chéilostomes qui en sont pourvues, le développement des aviculaires ou des vibraculaires s'effectue suivant des processus identiques à ceux déjà décrits pour l'aviculaire de *Bugula Sabatieri* (p. 129). Dans tous les cas, ils apparaissent

sous la forme d'une évagination des parois du bryozoïde qui les portera plus tard et dont l'épiderme présente toujours les caractères signalés dans toutes les régions bourgeonnantes. Ce bourgeon se sépare de la cavité du bryozoïde par une cloison basilaire (Pl. XIII, fig. 20, *av*), et les cellules mésenchymateuses issues de la multiplication des cellules épidermiques venant à se grouper, constituent un rudiment polypidien (*rp*) toujours en relation avec l'épaississement au niveau duquel se forme la mandibule ou le vibraculum. A ce stade, l'aviculaire et le vibraculaire offrent les mêmes dispositions, et ce n'est que par les différenciations que subit ultérieurement la mandibule primitive, que les légères particularités de l'organisation définitive se manifestent. A ce stade aussi, le bourgeon avicularien ou vibraculárien ressemble beaucoup à un jeune blastozoïde issu de l'oozoïde ou à un des bourgeons anormaux que j'ai signalés dans *Bugula Sabatieri* (p. 128).

Par leur développement, les aviculaires et les vibraculaires représentent donc bien une individualité coloniale au même titre qu'un bryozoïde operculé, dans lequel le polypide avorterait, mais dont l'opercule prendrait un développement variable.

VII. — Développement de la cavité d'incubation

§ 1er. — Types « Bowerbankia », « Lepralia Pallasiana » et « Cellaria »

Le développement de la cavité d'incubation dans les types *Bowerbankia* et *Lepralia Pallasiana* n'offre rien de particulier. Dans le premier, la gaine tentaculaire du polypide dégénéré forme les parois de la cavité, et c'est aux dépens de la couche cellulaire interne de la région vaginale sus-diaphragmatique que se développent les fibres musculaires constituant le muscle dilatateur de la cavité d'incubation. Dans le type *Lepralia Pallasiana*, la région vaginale sus-diaphragmatique forme par son grand développement la poche d'incubation, et c'est aux dépens de sa couche cellulaire interne que se différencient encore les divers muscles dilatateurs qu'elle présente.

Dans le type *Cellaria*, le développement de la cavité incubatrice est encore simple et s'effectue par un cloisonnement comparable au

cloisonnement interzoécial. Toutefois, ce cloisonnement est incomplet du côté frontal, et c'est à ce niveau que se forme l'orifice interne. Quant au sac membraneux dans lequel l'embryon évolue, il est formé par le follicule ovarien et c'est, sans doute, aux dépens du tissu mésenchymateux du bryozoïde que se différencient les muscles dilatateurs, mais je ne saurais être trop affirmatif à cet égard. L'orifice externe de la cavité d'incubation a un développement identique à celui de l'orifice zoécial.

§ 2. — Type « Bugula »

Je n'ai pas fait une étude spéciale du développement des deux vésicules constituant la cavité d'incubation, dans les différentes espèces que j'ai rapprochées du type *Bugula*. *A priori*, il semble que le mode de formation de cette ovicelle, dont les dispositions anatomiques sont à peu près toujours identiques, doive être le même que dans *Bugula Sabatieri*. C'est, en effet, ce que j'ai observé chez les différentes Bugules, chez *Scrupocellaria reptans*, *S. scruposa* et *Caberea Boryi*, et je suppose qu'il en est ainsi chez toutes les autres espèces dans lesquelles il existe une ovicelle du type *Bugula*. La vésicule supérieure apparaît toujours la première sur la partie proximale du bryozoïde placé immédiatement au-dessus de celui producteur de l'œuf ; elle se montre sous l'aspect d'une évagination des parois de ce bryozoïde, sous la forme d'un bourgeon, qui, à l'exception de *Flustra securifrons*, se sépare par un cloisonnement de l'organisme qui lui a donné naissance. Ce bourgeon s'accroît, mais ne produit dans aucun cas un rudiment polypidien. La vésicule inférieure, plus ou moins développée suivant les espèces, apparaît elle aussi sous la forme d'un bourgeon dont l'évolution est encore plus limitée que celle de la vésicule supérieure. Cette évagination du bryozoïde producteur de l'œuf reste toujours en communication avec la cavité générale de ce dernier, et dans aucun cas ne s'individualise.

Chez *Flustra securifrons*, la vésicule supérieure et la vésicule inférieure présentent les mêmes relations vis-à-vis des deux bryozoïdes qui les ont formées. L'une et l'autre communiquent grandement avec la cavité générale de ces derniers.

§ 3. — Historique et Discussion

Il n'existe que peu d'observations sur le développement de l'ovicelle des Chéilostomes. **Nitsche** (70) a décrit le mode d'apparition des deux boursouflures aux dépens de la partie supérieure de la « *Mundungsarea* » du bryozoïde producteur de l'œuf. Les deux vésicules ovicelliennes de la *Bicellaria ciliata* qu'il décrit, sont pour cet auteur deux bourgeons du même bryozoïde.

Vigelius (84) compare le mode de formation des deux vésicules de l'ovicelle de *Flustra membranaceo-truncata* à celui indiqué par **Nitsche** pour *Bicellaria ciliata*, et constate que dans son espèce, chacune des deux boursouflures appartient à un bryozoïde distinct. La vésicule supérieure et la vésicule inférieure ne se séparent pas des bryozoïdes producteurs dans *Fl. membranaceo-truncata*. Ce même auteur (86) fait un peu plus tard l'étude du développement de la cavité d'incubation (« *Brutkapsel* ») de *Bugula calathus* et attribue encore une origine distincte à chacune des deux vésicules.

Ainsi donc, sur trois observations du développement de l'ovicelle des Chéilostomes, l'une, due à **Nitsche,** dans *Bicellaria ciliata*, attribue une origine commune aux deux vésicules qui se formeraient aux dépens d'un même bryozoïde, celui qui produit l'œuf ; les deux autres, faites par **Vigelius** dans *Flustra membranaceo-truncata* et *Bugula calathus*, rapportent chacune des deux vésicules à une origine distincte : la vésicule inférieure serait une dépendance du bryozoïde producteur de l'œuf, tandis que la vésicule supérieure serait formée par le bryozoïde placé immédiatement au-dessus du précédent. L'opinion de **Nitsche** a prévalu et la non-individualité de l'ovicelle signalée par **Vigelius** a été rejetée, pour considérer l'ovicelle comme une individualité coloniale frappée par le polymorphisme, c'est-à-dire comme une zoécie abortive.

Mes observations personnelles, assez nombreuses, viennent confirmer, au contraire, l'opinion de **Vigelius,** et je crois pouvoir dire que même dans la *Bicellaria ciliata*, les deux vésicules ovicelliennes proviennent de deux bryozoïdes différents. Dans cette espèce que je n'ai pas eue encore en ma possession, si j'en juge par les figures qu'en donne **Nitsche,** le développement de l'ovicelle s'effectue conformément à celui de l'ovicelle de *Bugula neritina*, où cependant le casque est produit par le bryozoïde supérieur,

tandis que la boursouflure inférieure est formée par une évagination des parois du bryozoïde inférieur, celui qui produit l'œuf et auquel l'ovicelle paraît appartenir complètement. Dans la *Bugula neritina*, les deux vésicules apparaissent sur le bord interne du bryozoïde et à une petite distance du bord supérieur, et il semble, après un examen superficiel, que ces deux formations soient constituées par le même bryozoïde. Or, sur les coupes histologiques, cette illusion disparaît et on constate que les deux bryozoïdes successifs de la même série longitudinale donnent chacun une évagination vésiculaire.

Conclusions

La cavité d'incubation des Chéilostomes, désignée sous le nom d'ovicelle, n'est pas le résultat d'un simple bourgeonnement des parois du bryozoïde producteur de l'œuf. Elle est formée par deux bourgeons distincts appartenant à deux bryozoïdes successifs, et par conséquent ne peut être considérée comme représentant une individualité coloniale hétéromorphe.

CHAPITRE XII

DÉGÉNÉRESCENCE ET RÉGÉNÉRATION

Il est un fait constant chez tous les Bryozoaires marins, et qui a été observé par la grande majorité des auteurs, c'est que le polypide des différents bryozoïdes d'une colonie, après avoir atteint son développement complet et avoir vécu quelque temps dans ces conditions adultes, tombe en décrépitude, se désorganise et se transforme en une masse brunâtre, à laquelle on donne le nom de *corps brun*. Le bryozoïde revient alors à l'état de cystide. Mais, le plus généralement, il apparaît dans sa cavité un rudiment qui se développe en un nouveau polypide ayant reçu le nom de *polypide régénéré*. Cette succession des phases de dégénérescence et de régénération du polypide se produit un certain nombre de fois dans le même bryozoïde, et, finalement, celui-ci continue à vivre privé de polypide jusqu'à ce que la mort de la colonie survienne.

J'ai pu observer les différentes phases de la dégénérescence et de la régénération du polypide dans grand nombre d'espèces chéilostomes et cténostomes, mais je n'ai jamais pu constater le même phénomène dans les Cyclostomes, où, cependant, il doit se produire. Les faits suivants se rapportent donc aux Chéilostomes et aux Cténostomes.

I. — Dégénérescence

Je ne ferai pas une description complète des différentes modifications que l'on peut surprendre sur le polypide vivant avant qu'il ne dégénère, pas plus, d'ailleurs, que des processus par lesquels passent chacune des parties constitutives du polypide, avant de former le massif du corps brun. Je ferai remarquer simplement que le polypide rompt le plus généralement la gaine tentaculaire au

niveau du diaphragme, et, entraîné par le muscle grand rétracteur, gagne la partie inférieure de la cavité générale du bryozoïde. Là, ses différents organes se désagrègent et constituent une masse dans laquelle on peut distinguer une partie supérieure peu colorée, correspondant aux tentacules, et une partie inférieure d'un brun-rouge, formée par l'estomac et le rectum. Celle-ci est toujours nettement délimitée, et, sur le vivant comme sur les coupes, se montre entourée par le revêtement mésenchymateux qui ne suit pas le sort des éléments qu'il recouvre. La partie supérieure, au contraire, est beaucoup moins condensée, et plusieurs des globules qui la composent se montrent libres entre eux.

Un peu plus tard, les deux portions du massif sont plus étroitement unies l'une à l'autre, toutes les deux entourées d'une membrane mésenchymateuse, de la périphérie de laquelle partent de nombreux tractus de même nature, la reliant aux parois du bryozoïde. Dans cet état et sur le vivant, on peut constater que la portion supérieure a considérablement diminué de volume, et que beaucoup des éléments qui la constituaient tout d'abord, se montrent inclus dans les leucocytes de la cavité générale. Pour la plupart, ils ont été phagocytés, et il est aisé de les reconnaître à la coloration qu'ils présentent et que j'ai indiquée dans la figure 4 (Pl. I) et dans la figure 12 (Pl. III, *a*) pour *Bugula Sabatieri*. J'ai observé à plusieurs reprises la phagocytose de ces produits de dégénérescence par les leucocytes sur le vivant, où elle s'opère par englobement progressif ; mais, sur les coupes, et par suite même de l'action des réactifs sur les leucocytes vésiculaires, la substance phagocytée se trouve en dehors de la cavité du leucocyte, d'où elle a été expulsée au moment de la rupture des vésicules.

Enfin, si l'on essaie de retrouver les différents muscles propres au polypide (muscle grand rétracteur, bandes ou muscles pariéto-vaginaux et muscles pariéto-diaphragmatiques), on constate qu'ils se sont décomposés eux-mêmes en un assez grand nombre de corpuscules arrondis, libres ou réunis les uns aux autres à la manière des grains d'un chapelet. Ils ont formé des *sarcolytes*. La figure 13 (Pl. VIII) représente une portion de la cavité d'un bryozoïde de *Membranipora pilosa* examiné sur le vivant, dans lequel le polypide dégénéré et représenté par le corps brun (*cb*) est déjà remplacé par un nouveau polypide dont on voit les fibres du muscle grand rétracteur (*mugr*). Elle montre de nombreux éléments arrondis, libres ou

groupés, et quelques-uns sont pourvus d'un noyau prenant bien les colorants ; ce sont des sarcolytes (*scl*).

Si l'on suit l'évolution de ces sarcolytes, on observe qu'ils dérivent tous d'une fragmentation de la substance contractile centrale, dont chacune des parties se sépare des voisines par un étranglement s'opérant graduellement de la périphérie vers le centre. Chacun de ces fragments possède donc une partie de la gaine protoplasmique de la fibre qui lui forme une enveloppe, et pour chaque fibre, il est un sarcolyte qui porte le noyau. La figure 11 (Pl. VIII) représente, avec des leucocytes (*ls* et *lv*), des sarcolytes (*scl*) observés sur une coupe de *Membranipora Rosselii*, et sur l'un d'entre eux (scl_1), on peut facilement voir la dispersion de la chromatine qui constituait le noyau, ainsi que dans celui portant l'indication scl_2. Mais chez ce dernier sarcolyte (scl_2), la gaine protoplasmique s'est déjà fusionnée avec la substance contractile centrale. Ces sarcolytes se transforment en éléments sphériques réfringents (*cr*), à contenu homogène, identiques aux corpuscules de rebut que j'ai signalés dans la métamorphose larvaire et dans la spermatogenèse. Ces corpuscules de rebut s'accumulent dans la cavité générale du bryozoïde et ils y sont d'autant plus nombreux que le nombre des polypides dégénérés est lui-même plus grand.

Quelque temps après la dégénérescence du polypide, les leucocytes ayant joué le rôle de phagocytes ne se distinguent pas des autres leucocytes vésiculaires, et il est impossible d'en saisir le sort final.

Quant aux éléments formant le corps brun, ils perdent, bientôt après leur groupement, toute structure cellulaire et forment de petits globules arrondis dans lesquels il ne m'a pas été permis de reconnaître les phases successives de leur dégénérescence.

Ainsi donc, des différentes parties entrant dans la constitution du polypide, les fibres musculaires se résolvent en corpuscules de rebut ; une portion des éléments faiblement colorés et provenant sans doute de la dégénérescence des tentacules, sont phagocytés par les leucocytes vésiculaires ; tout le reste forme le corps brun.

II. — Régénération

A l'exception du polypide, tous les autres tissus du bryozoïde conservent leur manière d'être pendant la dégénérescence, et, par suite, la régénération n'est que partielle. Elle ne se rapporte qu'au polype dont il me reste seulement à indiquer l'origine, son développement étant déjà connu.

§ 1er. — Origine du polypide régénéré

Chez tous les Chéilostomes et tous les Cténostomes, le polypide régénéré apparaît sous une forme massive, comme dans le bourgeon, et ce n'est qu'ultérieurement qu'il acquiert une cavité centrale et que les deux couches cellulaires se différencient. Quelle que soit l'espèce aussi, le rudiment est constitué, comme dans le bourgeon encore, par le groupement d'éléments mésenchymateux.

La figure 12 (Pl. XIII) montre un jeune massif polypidien (*rp*), développé au contact du corps brun dans un bryozoïde de *Cellaria fistulosa*. Les seuls tissus avec lesquels il soit en relation sont les éléments du corps brun et le tissu mésenchymateux enveloppant ce dernier. Il ne me paraît pas douteux que ce rudiment ne provienne de la prolifération du tissu mésenchymateux, et sur les coupes, on peut voir les éléments de ce dernier en voie de multiplication.

La figure 17 (Pl. XIII) représente un semblable rudiment (*rp*), dans un bryozoïde de *Flustra securifrons*. Ce massif (*rp*) est formé au sein même du tissu mésenchymateux et à une grande distance des parois du bryozoïde, et l'origine mésenchymateuse du polypide ne me paraît pas plus douteuse dans ce cas que dans le précédent.

Enfin, dans la figure 16 (Pl. XIII), on peut voir un tout jeune massif polypidien (*rp*), situé immédiatement au-dessous de l'opercule (*op*) d'un bryozoïde de *Cellepora avicularis*. De nombreux éléments mésenchymateux existent dans son voisinage et trois ou quatre d'entre eux sont dans le voisinage immédiat du rudiment, aux cellules constitutives duquel ils vont se joindre.

Telles sont les différentes relations du massif polypidien que j'ai constatées dans les nombreuses espèces que j'ai observées. J'aurais

pu multiplier le nombre de ces figures, mais l'origine mésenchymateuse du polypide régénéré n'aurait pas été rendue plus évidente. Quelle que soit, en effet, la situation que le rudiment occupe dans le bryozoïde, il se montre toujours distinct de l'épiderme et toujours en relation avec le tissu mésenchymateux aux dépens duquel il se développe.

§ 2. — Historique

Joliet (77) a été le premier à indiquer l'origine endosarcale du polypide régénéré, et son opinion a été partagée par **Vigelius** (84).

Haddon (83) a combattu les observations de **Joliet**. Entraîné dans ses recherches par l'idée préconçue que le polypide devait avoir dans sa constitution, les représentants des trois feuillets embryonnaires, cet auteur a attribué une origine double, mésoblastique et épiblastique, au rudiment polypidien, et a émis l'hypothèse que des éléments hypoblastiques se trouvaient renfermés dans le tissu mésoblastique.

Joliet (86), répondant aux critiques de **Haddon**, a maintenu en grande partie ses premières conclusions, mais, dans un cas cependant (*Diachoris magellanica*), il a accordé l'origine du polypide à l'endocyste, l'endosarque ne se trouvant pas représenté chez cette espèce.

Ostroumoff (86) constate l'apparition du bourgeon polypidien régénéré sous une forme massive. Il est formé, dans *Membranipora Repiachowi* où cet auteur le figure, par le déplacement vers un point de la paroi operculaire des cellules ectodermiques, qui constituent « un amas compact » représentant le rudiment ectodermique. La formation de la couche mésodermique et de la cavité n'a lieu que plus tard.

Davenport (91, p. 64 et 65) attribue au polypide régénéré une origine semblable à celle qu'il a donnée pour le polypide du bourgeon. Le rudiment est constitué par une invagination de l'épithélium ectodermique qui, chez les Chéilostomes, se produit le plus généralement au niveau de l'opercule.

Je ne discuterai pas longuement ces différentes opinions qui résultent, pour la plupart, d'observations incomplètes du mode de développement du polypide régénéré. Mais on conçoit difficilement,

et au premier abord, qu'un épithélium pavimenteux, tel que l'épiderme du bryozoïde, dont l'existence a été difficilement reconnue, puisse à un moment donné, et avec les caractères qu'il possède, devenir le siège d'une prolifération cellulaire, ainsi que le pense **Ostroumoff**, ou d'une invagination, ainsi que le dit **Davenport**. Quoi qu'il en soit, ces deux auteurs ne sont pas d'accord sur la forme primitive du rudiment, et il faut croire qu'**Ostroumoff**, à qui doivent être rapportées de nombreuses et bonnes observations sur les Bryozoaires, a bien observé le début de la formation du polypide sous une forme massive, mais il a confondu le réseau mésenchymateux avec l'épiderme sous-operculaire. Quant à **Davenport**, le rudiment polypidien qu'il représente dans la figure 84 de son Mémoire est déjà à un stade assez avancé, et l'épiderme qui le sépare de l'opercule a échappé à ses recherches.

Haddon n'a observé, de son côté, que très peu de jeunes rudiments, et les relations qu'il constate entre les tissus des parois zoéciales et le polypide ne suffisent pas pour en déduire que l'épiblaste est entré pour une part dans la constitution du rudiment.

Les opinions de **Joliet** et de **Vigelius** sont les seules qu'une étude attentive permet de vérifier dans les différents cas, et bien que n'ayant pas fait des coupes dans la *Diachoris Magellanica*, je crois pouvoir affirmer, d'après l'examen d'échantillons conservés dans l'alcool, que le tissu mésenchymateux y est représenté comme partout ailleurs, et que c'est à ses dépens que se développe le polypide régénéré.

§ 3. — Conclusions

Ainsi donc, quelle que soit l'espèce chéilostome et cténostome que l'on considère et quelle que soit la situation occupée par le rudiment polypidien, le polypide régénéré tire son origine du tissu mésenchymateux et passe par le stade massif avant d'atteindre le stade de la double vésicule.

III. — Expulsion du corps brun

Tous les auteurs ont constaté que, dans la très grande majorité des cas, le corps brun était absorbé par le cæcum stomacal du jeune polypide régénéré et rejeté dans le milieu extérieur. La manière

dont s'effectue cette absorption n'a pas été décrite, ce me semble, et il m'a paru intéressant d'en rechercher les processus

J'avais supposé tout d'abord, après avoir surpris les phénomènes de phagocytose dans la dégénérescence du polypide, qu'il pourrait bien y avoir aussi destruction par les phagocytes de la portion terminale du cæcum, formant un orifice d'entrée au corps brun. Aucun fait n'est venu confirmer cette hypothèse et, sur toutes les préparations, j'ai toujours observé les dispositions indiquées par la figure 23 (Pl. XIII). Le cæcum polypidien étant parvenu au contact du corps brun par la rétraction des tractus mésenchymateux qui l'y rattachent, se moule contre sa surface et le recouvre partiellement à la façon d'une coiffe. Le revêtement mésenchymateux du cæcum se confond alors avec celui du corps brun, tandis que l'épithélium interne s'amincit de plus en plus comme si, étant élastique, il était soumis à une traction périphérique. L'épithélium disparaît finalement au niveau où s'est établi le contact avec le corps brun, et l'englobement de ce dernier s'effectue alors progressivement. Une fois absorbé, les lèvres de l'ouverture ainsi formée se resserrent et le cæcum est de nouveau fermé.

IV. — Causes de la dégénérescence

Il est généralement admis aujourd'hui qu'il existe une corrélation assez étroite entre l'absence d'organes excréteurs spéciaux et la dégénérescence périodique du polypide chez les Ectoproctes marins. Cette opinion, avancée par **Ostroumoff** (86), a reçu l'appui des résultats expérimentaux obtenus par **Harmer** (91) dans ses recherches sur le mode d'excrétion dans les Bryozoaires marins, et a été partagée par **Prouho** (92).

Au premier abord, il semble ressortir, de la manière dont les polypides se comportent vis-à-vis des solutions physiologique colorées, que la dégénérescence du polypide est une conséquence de l'accumulation dans les cellules épithéliales de l'estomac, des produits d'excrétion. Mais lorsqu'on soumet cette proposition à l'analyse des faits dont elle découle, on remarque bientôt qu'elle souffre de nombreuses exceptions, qui me paraissent constituer de très

sérieuses objections à une semblable explication de la dégénérescence du polypide.

Une de ces objections, la plus importante sans doute, est que le polypide peut être frappé de dégénérescence sans que, cependant, les vésicules glandulaires stomacales aient pris la coloration de la solution physiologique : c'est le cas pour *Bugula neritina* et *Scrupocellaria reptans* vivant dans le carmin d'indigo (v. p. 286). Une deuxième objection, non moins sérieuse que la précédente, réside dans le fait que les tissus propres du polypide qui, seuls, dégénèrent, ne sont pas les seuls se chargeant de la substance colorée ; à côté d'eux, les leucocytes et le tissu mésenchymateux montrent un réel pouvoir éliminateur, et, cependant, ceux-ci ne dégénèrent pas. De même, lorsque le séjour des colonies dans les solutions physiologiques se prolonge, les jeunes polypides en voie de développement dégénèrent à leur tour, malgré que les vésicules glandulaires stomacales n'existent pas encore et que l'épithélium soit incolore.

De plus, si, comme je le crois, certains tissus du bryozoïde jouent le rôle d'accumulateurs vis à-vis des produits à éliminer et au profit des autres tissus, les causes ayant entraîné la dégénérescence du polypide persisteraient dans toutes les espèces où le corps brun n'est pas rejeté par le polypide régénéré (*Scrupocellaria reptans*, *Pherusa tubulosa*, *Amathia lendigera*, *Bowerbankia pustulosa*, etc.), et occasionneraient inévitablement la dégénérescence hâtive de ce dernier ; or, contrairement à ce qui devrait avoir lieu en pareil cas, le jeune polypide régénéré acquiert son développement complet et vit un certain temps, tout comme s'il n'existait pas de corps brun dans la cavité générale du bryozoïde auquel il appartient, comme si ce dernier ne renfermait pas la cause même de la dégénérescence du polypide auquel le polypide régénéré a succédé.

Enfin, on a déjà objecté, à cette opinion sur la cause de la dégénérescence du polypide, la chute du capitule des Pédicellines et la dégénérescence du polypide de quelques Phylactolèmes qui possèdent néanmoins des néphridies. Il est vrai qu'il a été répondu en partie à cette objection en disant que les organes excréteurs de ces espèces ne représentaient physiologiquement que la partie canaliculaire des néphridies, la partie vectrice, tandis que la partie glandulaire ou excrétrice proprement dite du type néphridien y faisait défaut.

De ce qui précède, il me semble résulter, clairement, que la dégénérescence du polypide chez les Ectoprocites marins ne peut être attribuée à l'absence d'organes excréteurs spéciaux.

Quelle est donc la cause de cette mue périodique du tube digestif ?

J'ai déjà signalé, dans le chapitre de la reproduction sexuée (p. 315), les relations très étroites qui existent entre la dégénérescence du polypide et sa régénération, d'une part, et la formation de générations successives d'éléments reproducteurs mâles et femelles, d'autre part. La désorganisation du polypide me paraît être intimement liée, en effet, dans les conditions normales s'entend, avec la production des éléments générateurs, soit spermatozoïdes, soit œufs, soit les uns et les autres à la fois. Les observations de **Prouho** (92, p. 581 à 583) sur l'*Alcyonidium duplex*, que j'ai rapportées (p. 317), confirment pleinement cette manière de voir. Et de fait, il n'a pas été encore signalé chez les Bryozoaires, quel qu'en soit le groupe, un seul cas où le même bryozoïde, le même individu colonial, produirait deux générations successives d'éléments sexuels pendant l'existence d'un même polypide.

Bien que la cause intime de cette corrélation m'échappe, celle-ci n'en est pas moins évidente, et, contrairement à l'opinion d'**Ostroumoff, Harmer** et **Prouho** sur l'influence de l'absence d'organes excréteurs dans la dégénérescence du polypide, elle se trouve vérifiée dans tous les cas.

CHAPITRE XIII

SYSTÈME NERVEUX

Dans le chapitre relatif à l'anatomie du polypide, j'ai signalé (p. 217 et 218), l'existence, dans le canal circulaire, d'une masse cellulaire et de deux cordons latéraux de même nature, qu'avec mes devanciers j'ai désignés sous le nom de *ganglion nerveux* pour la première, et de *nerfs péri-pharyngiens* pour les derniers. La plupart des auteurs ont décrit, en effet, sous ces dénominations des parties semblables et à connexions identiques, rencontrées dans les différentes espèces qu'ils ont étudiées parmi les Ectoproctes marins et parmi les Phylactolèmes. Quelques-uns même, tels que **Vigelius** (84) et **Davenport** (91), ont décrit chez les Ectoproctes marins, le premier dans *Flustra membranaceo-truncata*, le second dans *Flustrella hispida*, un nerf gastrique qui, partant du ganglion nerveux, suivrait la région médio-dorsale de l'œsophage et aboutirait à l'extrémité inférieure ou cardiaque de ce dernier. Mais, dans les nombreuses espèces que j'ai observées, et parmi lesquelles se trouve la *Flustrella hispida*, je n'ai pas constaté l'existence d'un nerf gastrique, et, sur les coupes transversales comme sur les coupes longitudinales de l'œsophage, je n'ai jamais remarqué, entre l'épithélium œsophagien et le revêtement cellulaire externe, que la membrane anhiste basale et la couche des fibres musculaires circulaires. Le nerf gastrique n'existe donc pas chez les Ectoproctes marins.

J'ai indiqué aussi, à propos du système nerveux de la *Bugula Sabatieri* (p. 147), la manière dont on devait considérer le ganglion nerveux et les nerfs péri-pharyngiens des Ectoproctes marins. Il est bien évident que ces parties de l'organisation du polypide correspondent au ganglion nerveux et aux troncs nerveux des branches tentaculifères du lophophore des Phylactolèmes, mais, chez les Ectoproctes, elles possèdent une structure peu différenciée, et, dans tous les cas, elles sont privées de tout sys-

tème fibrillaire formant des connectifs entre ces centres et les différents organes du bryozoïde.

J'ai encore signalé, à la partie terminale du bord externe des tentacules de la *Bugula Sabatieri* (p. 33), la présence d'un petit nombre de cils rigides, un peu plus longs et un peu plus forts que les cils vibratiles tentaculaires, auxquels j'ai donné le nom de *soies tactiles*. Ces soies se retrouvent chez toutes les espèces que j'ai pu examiner sur le vivant, avec les mêmes rapports de situation. Mais on peut se demander si le qualificatif de tactile que je ne leur donne, d'ailleurs, qu'après **Nitsche** (71), est bien justifié. C'est là une question bien difficile à élucider, car il n'est pas aisé, même avec une grande habileté expérimentale, d'exciter ces soies, à l'aide d'une aiguille montée et sous le microscope, indépendamment des autres cils tentaculaires.

Toutefois, lorsque les polypides sont étalés, il est facile de constater une très grande sensibilité périphérique, et sans doute de la région tentaculaire. Au moindre attouchement pratiqué sur les tentacules, à un bruit assez distinct, les polypides se contractent violemment et s'invaginent pour se dévaginer de nouveau lorsque l'excitation prend fin. Enfin, les sensations olfactives paraissent faire complètement défaut, car les polypides restent immobiles lorsqu'on ajoute une essence odorante à l'eau qui les renferme.

CHAPITRE XIV

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR L'ORGANISATION DES *BRYOZOAIRES ECTOPROCTES* MARINS

Après avoir étudié successivement la morphologie et l'ontogénie de chacune des parties constitutives de la colonie chez les Ectoproctes marins, il me reste encore à donner une idée d'ensemble sur l'organisation de ces animaux, tant au point de vue de leur organisation coloniale, que sous le rapport de leur organisation plus intime et des relations que présentent les différents tissus de la colonie, soit entre eux, soit avec ceux de l'embryon dont la colonie dérive.

I. — Polymorphisme colonial

Dans toute l'étendue du groupe des Bryozoaires Ectoproctes marins, le bourgeonnement, dont l'oozoïde issu de la métamorphose de la larve est le point de départ, a pour résultat la formation d'une colonie dans laquelle les divers membres sont plus ou moins distincts entre eux, soit physiologiquement, soit morphologiquement. C'est ainsi que, dans un bryarium de Chéilostome, à côté de bryozoïdes normaux, pourvus d'un polypide fonctionnel, on constate assez souvent l'existence de parties assez dissemblables entre elles, telles que les aviculaires, les vibraculaires, les ovicelles, les épines et les fibres radiciformes. Toutes ces formations, dont l'ensemble constitue la colonie, apparaissent, ainsi que nous l'avons vu, sous la forme d'une évagination des parois d'un bryozoïde préexistant. Il en est de même chez les Cténostomes stolonifères, où les ramifications du stolon et les blastozoïdes normaux ne diffèrent en rien, dans la première période de leur développement, des fibres radiciformes à l'aide desquelles la colonie se fixe au substratum. On

pourrait en dire autant des bryozoïdes et des ovicelles des Cyclostomes, et aussi des productions spiniformes que présentent quelques Cténostomes non stolonifères Faut-il conclure que ces différentes parties coloniales, qui ont primitivement la même valeur ontogénique, mais qui dans la suite acquièrent une structure différente, une valeur morphologique spéciale, représentent des individualités coloniales au même titre les unes que les autres ? Faut-il, au contraire, établir entre elles des distinctions morphologiques, et considérer quelques-unes de ces parties comme de simples organes des autres ?

Telles sont les questions qui se posent et auxquelles les auteurs ont répondu de manières assez diverses.

Je ne citerai pas toutes les opinions qui ont été émises sur l'organisation coloniale des Bryozoaires ; car, outre que la plupart ne sont plus en rapport avec nos connaissances anatomiques et ontogéniques, actuelles, leur discussion m'entraînerait beaucoup trop loin. Elles ont été, d'ailleurs, fidèlement retracées par **Nitsche** (71, p. 471 et suiv.). Je rappellerai, toutefois, que si **Grant** (27) a été le premier à dire que le polypide n'était qu'un organe de la zoécie, c'est **Leuckart** (51) qui a jeté les bases du polymorphisme colonial, en considérant les aviculaires et les vibraculaires comme des individus hétéromorphes, équivalant en tant qu'unités coloniales aux bryozoïdes normaux. Je rappellerai aussi que **Nitsche** (71), en adoptant la théorie du polypo-cystide, a montré, cependant, l'exagération manifeste du polymorphisme colonial tel que l'avaient interprété **Allman** (56) et **Reichert** (70). De plus, il a assimilé les aviculaires de *Bugula flabellata* et de *Bicellaria ciliata* à des bryozoïdes normaux (polypo-cystides) dont le polypide conserverait son état rudimentaire primitif, tandis que les autres formes d'aviculaires, les vibraculaires, les oécies et les fibres radiciformes ne sont pour **Nitsche** que des cystides. **Ed. Perrier** (81) a magistralement développé l'opinion de ce dernier et a reconnu dans les colonies de Bryozoaires, l'existence de quatre individualités bien distinctes : la loge et son polypide, l'aviculaire, le vibraculaire et la chambre d'incubation. Il a accordé une double individualité morphologique au polypo-cystide de **Nitsche**, mais physiologiquement, il ne l'a considéré que comme un seul individu. Enfin, **Prouho** (92, p. 644) a fait remarquer que si l'embryogénie des Ectoproctes n'est pas défavorable à la théorie du polypo-cystide, il

n'en est pas de même de l'embryogénie des Ectoproctes, dans laquelle la jeune Pédicelline, par exemple, « dérive de sa larve sans l'intervention d'aucun phénomène de bourgeonnement comparable à celui qui donne naissance au polypide des Ectoproctes. »

La théorie du polypo-cystide est aujourd'hui complètement abandonnée. Le polypide est considéré comme faisant partie des tissus dont l'ensemble constitue le bryozoïde qui, lui, représente une unité coloniale.

A l'exception des aviculaires articulés, pour lesquels **Nitsche** a établi des homologies morphologiques indiscutables avec les bryozoïdes normaux, toutes les autres formations coloniales : aviculaires non articulés, vibraculaires, ovicelles, épines, entre-nœuds stoloniens et fibres radiciformes, sont regardées comme autant d'individualités hétéromorphes, sans que cette opinion ait été encore appuyée de faits morphologiques ou ontogéniques.

L'étude du développement de ces formations est cependant très intéressante en ce qu'elle prouve le bien fondé de cette opinion, en même temps qu'elle démontre que ces différentes parties de l'organisation coloniale, qui ont la même valeur à leur origine, ne représentent dans la suite que des stades différents du développement des bryozoïdes normaux.

On peut, en effet, considérer quatre phases principales dans l'ontogénie du bryozoïde normal : 1° stade de simple évagination ; 2° stade de cystide simple ; 3° stade de cystide à rudiment polypidien ; 4° stade de bryozoïde définitif. Or, les épines, la vésicule ovicellienne supérieure dans *Flustra securifrons*, ainsi que la vésicule ovicellienne inférieure de la cavité d'incubation du type *Bugula*, se groupent dans le premier stade. De même, les entre-nœuds stoloniens, la vésicule ovicellienne supérieure de la cavité d'incubation du type *Bugula* sauf *Flustra securifrons* et les fibres radiciformes appartiennent au stade de cystide simple. Enfin, les aviculaires, les vibraculaires et les ovicelles des Cyclostomes franchissent les deux stades précédents et parviennent au stade de cystide à rudiment polypidien. Ainsi donc, au point de vue purement ontogénique, la colonie Bryozoaire est constituée par des individualités de même valeur, et seulement différenciées entre elles par un développement plus ou moins limité.

L'étude anatomique nous a montré qu'il y avait un parallélisme à peu près absolu pour les mêmes stades dans ces différentes indi-

vidualités. Cependant, une fois parvenues au terme de leur développement, ces individualités subissent des modifications, plutôt extérieures qu'intérieures, d'ordre tout à fait secondaire, qui tendent à leur donner un caractère propre, personnel, en rapport avec le rôle spécial qu'elles sont appelées à remplir.

Il résulte donc que les épines, les fibres radiciformes, les entre-nœuds stoloniens, les vésicules ovicelliennes des Chéilostomes du type *Bugula*, les ovicelles des Cyclostomes, et les aviculaires que l'on doit confondre avec les vibraculaires, représentent, comme les bryozoïdes, des individus coloniaux modifiés en vue de fonctions spéciales.

L'ovicelle des Chéilostomes du type *Bugula* est une double individualité et, par suite, ne peut être comparée à l'ovicelle des Cyclostomes. Quant à l'ovicelle du type *Cellaria*, elle doit être regardée comme une simple modification du bryozoïde dont elle n'est qu'un organe, car son développement ne peut être rapporté à aucun des stades précédemment cités.

II. — Relations entre les tissus des bryozoïdes et les feuillets embryonnaires

Dans une colonie de Bryozoaire Ectoprocte marin, tout bryozoïde, considéré indépendamment du polypide, comprend deux tissus bien caractérisés : l'*épiderme* et le *tissu mésenchymateux*, car les leucocytes et les éléments reproducteurs ne sont que des productions du tissu mésenchymateux. En suivant le développement de la colonie, depuis l'œuf, on est obligé de constater que l'épiderme des divers blastozoïdes n'est que la continuation de l'épiderme du cystide de l'oozoïde, qui, lui, dérive directement de l'épithélium palléal et de l'épithélium du sac interne, issus eux-mêmes du feuillet ectodermique embryonnaire. De même, le tissu mésenchymateux, essentiellement formé dans les blastozoïdes terminaux par la prolifération des cellules épidermiques, se rattache cependant, par l'oozoïde, au tissu mésenchymateux différencié aux dépens des éléments endodermiques embryonnaires ; c'est-à-dire que le tissu mésenchymateux qui, dans l'oozoïde, est constitué en partie par les éléments issus de la prolifération de l'épiderme, n'est constitué dans les divers blastozoïdes que par cette dernière sorte d'éléments.

Si l'on considère, maintenant, le polypide dont l'ébauche consiste dans tous les blastozoïdes en un simple massif d'éléments mésenchymateux, mais qui, dans l'oozoïde, comprend une partie d'origine nettement ectodermique et une partie que j'ai considérée comme mésodermique, parce que différenciée aux dépens des éléments endodermiques embryonnaires, on parvient aux mêmes résultats que précédemment. Le polypide de l'oozoïde possède, en effet, dans sa constitution, des représentants de l'ectoderme et du mésoderme ; mais le polypide des blastozoïdes, et il en est de même pour le polypide régénéré, ne renferme dans son ébauche qu'une seule sorte d'éléments, des éléments mésenchymateux issus de la prolifération de l'épiderme.

De ces faits, il résulte que l'ectoderme embryonnaire se trouve toujours représenté dans la colonie des Bryozoaires ectoprotes où il forme l'épiderme des différentes individualités coloniales. Il n'en est pas de même pour l'endoderme qui, après avoir subi un commencement de différenciation mésodermique, disparaît complètement dans le cystide où il se transforme en éléments mésenchymateux représentant un mésoderme d'apparition tardive, lequel se continue par un mésoderme de formation secondaire produit par la multiplication de cellules épidermiques dans les régions en voie de bourgeonnement. Par conséquent, des trois feuillets embryonnaires, l'ectoderme, l'endoderme et le mésoderme, que l'on trouve réunis à un moment donné dans l'embryon, l'ectoderme est le seul qui se perpétue à travers la colonie : l'endoderme est remplacé dans le cystide par le mésoderme en lequel il se différencie, et celui-ci a une évolution limitée à l'oozoïde. Ainsi donc, l'ectoderme est le seul feuillet embryonnaire qui soit représenté dans les blastozoïdes.

Dans une de mes Communications préliminaires (98*b*), j'ai considéré le tissu mésenchymateux, dérivé de l'endoderme embryonnaire et sans cesse accru par les éléments mésenchymateux que produit l'épiderme des régions bourgeonnantes, comme un protendoderme, tandis que j'ai comparé l'épiderme à un protectoderme. Un examen plus approfondi des faits m'oblige à renoncer à cette conception. Sans aucun doute, la propriété que conserve l'épiderme de donner des éléments mésenchymateux, le désigne comme un protectoderme, mais il n'en est pas de même pour l'endoderme. Celui-ci, en effet, se trouve caractérisé, dès son apparition, par la richesse en granulations vitellines et la forme arrondie de ses élé

ments. Dans la suite, les granulations vitellines disparaissant, ces éléments acquièrent des prolongements périphériques qu'ils ne perdent que lorsqu'ils se groupent, soit pour constituer l'épaississement mésodermique de l'embryon, soit pour compléter la double paroi du rudiment polypidien dans l'oozoïde, soit encore pour former les cordons funiculaires de ce dernier. L'endoderme se différencie totalement, et les caractères que revêtent ses éléments constitutifs rappellent de trop près ceux du *mésoderme mésenchymateux* des frères **Hertwig,** pour qu'on ne considère pas cette transformation comme la différenciation plus ou plus moins tardive d'un mésoderme à forme mésenchymateuse, plutôt que comme une simple modification de l'endoderme primitif.

Cette interprétation me paraît, d'ailleurs, être confirmée par l'embryogénie comparée des Ectoproctes et des Endoproctes. Dans les deux groupes, les initiales endodermiques se différencient de la même manière et leur pénétration dans le blastocœle s'effectue d'une façon à peu près identique, Mais, tandis que chez les Endoproctes et chez les Ectoproctes ovipares, l'endoderme entre dans la constitution du mésentéron, qui persiste jusque dans l'oozoïde chez les Endoproctes et disparaît dans le cystide ou dans l'embryon même chez les Ectoproctes ovipares, ce mésentéron ne se forme jamais dans les embryons d'Ectoproctes vivipares que j'ai observés. Cependant, chez ces derniers, les cellules endodermiques issues de la division des initiales n'en existent pas moins, et contrairement à ce qu'en dit **Prouho** (92, p. 634 et suiv.), elles ne disparaissent pas; elles dévient simplement de leur spécialisation primitive et se transforment en éléments mésodermiques. La cause de l'absence d'appareil digestif qui est d'ailleurs graduelle dans la série des Ectoproctes, réside, ainsi que l'a avancé **Prouho**, dans la viviparité elle-même. Le tube digestif, devenu inutile, disparaît, mais l'endoderme qui continue néanmoins à se former, n'étant plus utilisé, subit une orientation vers une voie différente; il perd sa spécificité primitive et est entièrement employé à la constitution du mésoderme.

Il ne saurait donc être question de retrouver dans le rudiment du polypide des blastozoïdes, comme dans celui du polypide régénéré, les représentants des trois feuillets embryonnaires, ainsi que l'a fait **Haddon** (83), puisque l'un d'eux, l'endoderme, disparaît au début de l'évolution de la colonie, et dans tous les cas avant que l'oozoïde

n'ait atteint son complet développement. L'ectoderme, lui-même, qui, encore dans l'oozoïde, prend part à la constitution de la vésicule interne du rudiment polypidien, n'entre plus ensuite dans la formation du polypide, au moins directement ; et ce sont les éléments mésodermiques, issus, il est vrai, de la prolifération de l'épiderme, qui composent à eux seuls l'ébauche du polypide et donnent par leurs différenciations les tissus qui, le plus souvent, sont produits par l'ectoderme, l'endoderme et le mésoderme.

Une semblable origine pour le polypide de l'oozoïde ou du bourgeon et pour le polypide régénéré, est contraire, sans doute, à une application rigoureuse de la théorie des feuillets embryonnaires. Mais, ainsi que l'a fait **Caullery** (95), à propos de la blastogenèse chez les Ascidies composées, et **Michel** (98) au sujet de la régénération chez les Annélides, il y a lieu d'établir une distinction entre le développement embryonnaire, le développement blastogénétique et le développement dans la régénération. La blastogenèse et la régénération s'effectuent suivant des processus post-embryonnaires, acquis; ce sont des *embryogénies nouvelles*, *épigénétiques*, suivant l'expression de **Caullery**, qui ne sont pas soumises aux lois de l'embryogénie ancienne, de l'embryogénie vraie, et dont les caractères peuvent être variables suivant les groupes ou suivant les espèces.

RÉSUME GÉNÉRAL

Tous les Bryozoaires ectoproctes marins se présentent toujours sous la forme de colonies fixées, dans lesquelles les unités constituantes offrent le plus généralement un polymorphisme plus ou moins accentué. On y distingue des individus normaux, les *bryozoïdes*, pourvus d'un tube digestif fonctionnel, le *polypide*, et des individus modifiés, hétéromorphes, variables suivant les espèces: Au nombre de ceux-ci, sont : 1° les *aviculaires* et les *vibraculaires*, que l'on ne rencontre que dans le sous-ordre des Chéilostomes ; 2° les *ovicelles* des Cyclostomes ; 3° les *entre-nœuds du stolon*, chez les Cténostomes stolonifères ; 4° les *vésicules ovicelliennes* formant la cavité d'incubation d'un grand nombre de Chéilostomes ; 5° les *fibres radiciformes* par lesquelles la colonie de beaucoup de Chéilostomes et de Cténostomes est fixée au substratum ; 6° les *épines*, que l'on rencontre à la surface des bryozoïdes chez la grande majorité des Chéilostomes et chez quelques Cténostomes.

I. — Bryozoïde

a) ***Téguments***. — Le système tégumentaire du bryozoïde comprend, dans tous les cas, un épithélium limitant la cavité générale, appelé *endocyste* ou *épiderme*, que revêt un appareil squelettique spécial, l'*ectocyste*.

L'*épiderme* est caractérisé par la forme pavimenteuse, endothéliale de ses cellules, dont les contours indistincts ne se révèlent que par une imprégnation au nitrate d'argent.

L'*ectocyste* est *simple* ou *double* Il est *simple* chez tous les Cténostomes, tous les Cyclostomes et quelques Chéilostomes, et est formé d'une membrane cuticulaire imprégnée de substances diverses, chitineuses, gélatinoïdes ou calcaire. Il est *double* dans

toutes les espèces chéilostomes fortement calcifiées, mais seulement sur les faces du bryozoïde en contact avec le milieu extérieur, le plus généralement sur la face frontale seulement. Il comprend, dans ce cas, deux feuillets séparés par une cavité, l'*hypostège*, dont l'un, externe, l'*ectocyste proprement dit*, est simplement cuticulaire, tandis que l'autre, interne, le *cryptocyste*, est toujours fortement calcifié.

L'hypostège, tapissée par un épithélium de même structure que l'épiderme, renferme quelques éléments mésenchymateux baignant dans un liquide comparable à celui de la cavité générale.

Les parois tégumentaires du bryozoïde présentent au moins deux orifices : l'un, l'*orifice zoécial*, permet la dévagination du polypide à l'extérieur ; les autres mettent en communication les bryozoïdes voisins : ce sont les ***pores de communication***.

Enfin, en relation avec les téguments, existent de nombreuses fibres musculaires lisses, distinctes entre elles, et disposées de chaque côté du plan sagittal de symétrie du bryozoïde ; elles constituent les ***muscles pariétaux***.

b) ***Polypide***. — On peut distinguer trois régions principales dans le polypide : une *région tentaculaire*, comprenant les *tentacules* et la *gaine tentaculaire* ; une *région du lophophore* ou *pharyngienne*, composée du *pharynx*, du *ganglion nerveux*, des *nerfs péri-pharyngiens* et du *canal circulaire* ; et une *région digestive proprement dite*, qui se laisse diviser en *œsophage*, *estomac* et *rectum*.

Les *tentacules*, dont le nombre est très variable d'une espèce à l'autre (8-30) et souvent aussi dans les différents individus d'une même espèce, sont des cylindres creux, à parois constituées par une mince couche cellulaire, interne, limitant le canal tentaculaire, une membrane anhiste ou basale et un épithélium externe. La couche cellulaire interne, formée d'éléments allongés fusiformes, ne présente, dans aucune des espèces que j'ai observées, une différenciation en fibres musculaires. L'épithélium externe comprend dix rangées longitudinales de cellules, dont les unes portant des cils vibratiles constituent un nombre de rangées ciliées, variable (1-3) suivant les espèces.

Dans quelques espèces ovipares (*Membranipora pilosa*, *Alcyonidium vellaroïdes*), entre les deux tentacules dorsaux, existe un organe tubulaire ouvert à ses deux extrémités et mettant en com-

munication la cavité de la gaine tentaculaire avec la cavité générale : c'est l'*organe intertentaculaire*, formé aux dépens de l'épithélium externe des deux tentacules entre lesquels il est compris.

La *gaine tentaculaire* est un cylindre membraneux insérant le polypide sur le pourtour de l'orifice zoécial, et logeant les tentacules dans sa cavité lorsque le polypide est invaginé. Elle présente trois régions : sous-diaphragmatique, diaphragmatique et sus-diaphragmatique, dont la structure ne présente que de légères différences. Les trois régions sont constituées par un épithélium pavimenteux, externe, continuant l'épithélium tentaculaire externe du bord externe et limitant la cavité de la gaine, revêtu d'une mince membrane anhiste et élastique que recouvre une couche cellulaire externe d'éléments aplatis et losangiformes, dans laquelle se trouvent compris un plan profond de fibres musculaires circulaires, et un plan périphérique de fibres musculaires longitudinales. Dans la région diaphragmatique, les fibres musculaires circulaires, plus étroitement serrées les unes contre les autres, forment un sphincter puissant, un diaphragme, qui caractérise cette région. Parmi les fibres musculaires longitudinales, il en est un certain nombre qui se séparent de la gaine pour se porter contre les parois du bryozoïde où elles s'insèrent par leur extrémité distale et constituent les huit *bandes musculaires pariéto-vaginales* des Chéilostomes et des Cyclostomes, ou les huit *muscles pariéto-vaginaux* des Cténostomes, ainsi que les *muscles pariéto-diaphragmatiques*, au nombre de quatre chez les Cténostomes et au nombre de deux seulement dans les autres groupes.

Le *pharynx* occupe une situation légèrement excentrique dans le lophophore. Il s'ouvre dans la cavité de la gaine tentaculaire par un orifice infundibulaire formé par la base des tentacules, la *bouche*, et de même, dans la cavité œsophagienne. Ses parois comprennent un épithélium cylindrique, cilié, interne, reposant sur une membrane anhiste ou basale, entourée d'un plan de fibres musculaires circulaires, recouvert lui-même d'une mince couche cellulaire externe qui est commune au pharynx et au canal circulaire.

Le *ganglion nerveux*, appuyé contre le pharynx et dorsalement, fait saillie dans la cavité du canal circulaire. Il est formé par une masse cellulaire ovoïde, constituée par une substance protoplasmique fondamentale, finement granuleuse, dépourvue de toute limite cellulaire, et à la périphérie de laquelle les noyaux se trou-

vent régulièrement disposés. L'ensemble est entouré d'une fine membrane limitante que revêt une mince couche cellulaire, la couche cellulaire limitante du canal circulaire.

Les *nerfs péri-pharyngiens* sont constitués par deux cordons cellulaires, à contours généralement mal définis, entourant incomplètement le pharynx, un de chaque côté, et en contiguité avec le ganglion nerveux.

Le *canal circulaire* est un anneau creux, occupant la périphérie du disque du lophophore. Ses parois, en partie communes à la base des tentacules, au pharynx et au ganglion nerveux, sont complétées extérieurement par un prolongement de la membrane anhiste vaginale, sur chacune des faces duquel se trouve une couche d'éléments cellulaires aplatis. Sa cavité, qui renferme quelques leucocytes, est traversée par de courtes fibres musculaires transversales, et s'ouvre dans la cavité générale par un orifice en boutonnière placé en regard du ganglion nerveux.

L'*œsophage* est caractérisé par un épithélium cylindrique, interne, revêtu d'une cuticule limitant la cavité œsophagienne, et dont les membranes cellulaires latérales, assez délicates, présentent des épaississements de renforcement. La cavité œsophagienne est rendue irrégulière par les saillies et les creux que forment l'épithélium interne. Celui-ci repose sur une membrane anhiste qui est entourée d'un plan de fibres musculaires circulaires et d'une mince couche cellulaire, externe.

L'*estomac* est naturellement subdivisé en quatre parties secondaires : le *cardia*, l'*estomac proprement dit*, le *cæcum stomacal* et le *pylore*. Mais, quelle que soit la partie que l'on considère, elle comprend, dans tous les cas, un épithélium interne, une membrane basale, et une couche cellulaire externe. L'épithélium interne, cylindrique est glandulaire, sauf dans la région du pylore, où il est formé de cellules à plateau cuticulaire cilié. Quant à la couche cellulaire externe, qui n'est que la continuation de la couche de même nom des parois œsophagiennes, elle est formée d'éléments losangiques, peu distincts entre eux, qui, dans le plan profond, semblent avoir subi un commencement de différenciation fibrillaire.

Chez quelques espèces cténostomes (*Bowerbankia*, *Amathia*, *Vesicularia*, etc.), il existe entre le cardia et l'estomac proprement dit, une région dans laquelle les cellules épithéliales internes sont

transformées en denticules, et dont les parois présentent une couche épaisse de fibres musculaires circulaires, justifiant l'appellation de *gésier* que l'on donne à cette portion de l'estomac.

Le *rectum* a la même structure que l'estomac, sauf le pylore. Dans une seule espèce (*Membranipora pilosa*), l'épithélium interne, glandulaire, se montre pourvu de cils vibratiles. Le rectum s'ouvre dans la cavité de la gaine tentaculaire et dans la région dorsale, par un anus.

c) ***Cavité générale et son contenu***. — La cavité générale du bryozoïde est comprise entre l'épiderme et le polypide. Elle renferme un liquide albuminoïde, le *sang*, dans lequel se trouvent des éléments libres, les *leucocytes*, et un ensemble d'éléments plus ou moins groupés entre eux, le *tissu mésenchymateux*.

Les *leucocytes* sont de deux sortes : les uns, les *leucocytes sphérulaires*, contiennent un nombre plus ou moins grand de petites sphérules réfringentes ; les autres, les *leucocytes vésiculaires*, sont caractérisés par la présence dans leur constitution d'un nombre variable de vésicules, au sein du liquide desquelles baignent des granulations agitées par un mouvement brownien.

Sous le nom de tissu mésenchymateux, il faut entendre tous les éléments non libres de la cavité générale, compris entre la membrane anhiste du polypide et l'épiderme, exception faite pour les fibres musculaires. Il est formé d'éléments cellulaires losangiques, quelquefois pourvus de plusieurs prolongements périphériques et dont le protoplasme est toujours très granuleux. Il comprend les *cordons funiculaires* et leurs anastomoses, le *revêtement cellulaire externe du polypide*, et le *réseau mésenchymateux pariétal*.

II. — Stolon

La structure des *entre-nœuds* du *stolon*, chez les espèces cténostomes qui en sont pourvues, ne diffère de celle des bryozoïdes normaux, dans la même espèce, que par leur forme tubuleuse et l'absence de polypide. Les entre-nœuds comprennent, en effet, un système tégumentaire composé d'un ectocyste et d'un épiderme limitant une cavité, dont le contenu consiste en un liquide albumi-

noïde, un tissu mésenchymateux et des leucocytes, identiques à ceux du bryozoïde.

III. — Aviculaires

Les aviculaires et les vibraculaires ne sont que deux formes d'une même individualité, ne se distinguant entre elles que par la longueur plus ou moins grande de la mandibule et le développement plus ou moins réduit du bec. Les uns et les autres sont constitués par des parois tégumentaires de même structure que celles du bryozoïde, limitant une cavité qui renferme un liquide sanguin dans lequel baignent un polypide rudimentaire ou organe cilié, un tissu mésenchymateux réduit, des leucocytes et une musculature pariétale appropriée à l'organisation générale.

IV. — Cavité d'incubation

La cavité d'incubation, dans laquelle s'effectue le développement de l'embryon chez tous les Ectoproctes vivipares, offre une structure variable, suivant les rapports qu'elle présente vis-à-vis du bryozoïde producteur de l'œuf. Dans le *type Bugula,* réalisé chez tous les Chéilostomes dits ovicellés, elle est formée par les parois en regard de deux vésicules : l'une, inférieure, dépendant du bryozoïde producteur de l'œuf, l'autre, supérieure, portée par le bryozoïde situé immédiatement au-dessus du précédent. Dans le *type Cellaria,* spécial au genre *Cellaria*, la cavité d'incubation qui possède un orifice externe operculé, est une dépendance de la cavité générale du bryozoïde avec laquelle elle communique. Dans le *type Lepralia Pallasiana*, qui doit être le cas de tous les Chéilostomes vivipares dits inovicellés, l'embryon évolue dans un sac membraneux formé par la région sus-diaphragmatique de la gaine tentaculaire du bryozoïde ovifère. Dans le *type Bowerbankia,* réalisé chez la plupart des Cténostomes du groupe des *Vésiculaires*, c'est la région sous-diaphragmatique du polypide qui, après la dégénérescence de ce dernier, se transforme en chambre incubatrice. Enfin, chez les Cyclostomes, la cavité d'incubation représente un bryozoïde dont le polypide a avorté.

V. — Nutrition

a) ***Dévagination et invagination du polypide.*** — La dévagination du polypide a pour cause première, la contraction des muscles pariétaux du bryozoïde. L'invagination s'effectue sous l'action du muscle grand rétracteur, des bandes ou muscles pariéto-vaginaux et des muscles pariéto-diaphragmatiques.

b) ***Digestion.*** — La *préhension* des aliments se produit à l'aide des cils tentaculaires. La *déglutition*, ou l'entrée des particules alimentaires dans la cavité œsophagienne, a lieu par le jeu des cils vibratiles de l'épithélium pharyngien et le relâchement des fibres musculaires péri-pharyngiennes.

L'œsophage a un rôle purement masticateur.

La digestion chimique se produit surtout dans le cæcum stomacal, où se concentrent les produits de la sécrétion de l'épithélium glandulaire stomacal, et où les aliments subissent un brassage régulier dû aux contractions des parois stomacales.

Dans la région pylorique, les résidus de la digestion sont transformés en petits paquets et chassés dans la cavité rectale où ils sont agglutinés en petites boulettes fécales, pour être rejetés finalement à l'extérieur lors de la dévagination du polypide.

L'alimentation consiste en Protozoaires et en Diatomées.

L'absorption a lieu, à la fois, par osmose à travers les membranes cellulaires de l'épithélium stomacal, et par pénétration directe dans les cellules de ce dernier, au moment du rejet dans la cavité stomacale des produits sécrétés.

c) ***Circulation.*** — La cavité générale, le canal circulaire et les canaux tentaculaires représentent l'appareil circulatoire, où le sang et les leucocytes sont fréquemment déplacés par les divers mouvements que le polypide exécute.

d) ***Respiration.*** — La respiration, simplement cutanée, s'effectue par toute la surface du bryozoïde en contact avec le milieu ambiant. La chambre hypostégique et les pores frontaux, toutes les fois qu'ils existent, facilitent les échanges respiratoires. Les leucocytes

sphérulaires jouent le rôle d'accumulateurs vis-à-vis de l'oxygène et de l'acide carbonique.

e) ***Excrétion.*** — L'épithélium tentaculaire, l'épithélium stomacal et les leucocytes sont, de tous les tissus du bryozoïde, ceux qui paraissent être le plus aptes à débarrasser l'organisme des produits à éliminer. Le rejet de ceux-ci s'effectue au niveau stomacal en même temps que la sécrétion glandulaire, tandis qu'au niveau du bord externe des tentacules, il y a production de vésicules excrétrices qui sont expulsées directement dans le milieu extérieur, pendant toute la durée de la dévagination du polypide.

VI. — Reproduction sexuée

Seuls, les bryozoïdes normaux produisent des éléments sexuels. L'*hermaphrodisme* est de règle chez les Ectoproctes marins, soit que les œufs et les spermatozoïdes parviennent à leur maturité en même temps, soit qu'il y ait *protandrie*. Il n'y a jamais *protogynie*.

a) ***Ovogenèse.*** — L'ovaire est constitué par un petit nombre d'ovules (1-5) chez tous les Ectoproctes vivipares, mais par un nombre beaucoup plus grand chez les Ectoproctes ovipares. Dans les deux cas, l'ovaire est revêtu d'une membrane folliculaire, sauf dans *Cylindræcium dilatatum* où les ovules sont nus.

Le développement de l'ovaire commence par la différenciation d'un certain nombre d'éléments mésenchymateux qui se groupent et revêtent tous le caractère ovulaire. Dans la suite, ces cellules ovulaires se différencient et forment, les plus périphériques, la membrane folliculaire, les autres, les œufs.

b) ***Spermatogenèse*** — Les spermatozoïdes ne comprennent que deux segments : un segment céphalique et un segment caudal. Ils tirent leur origine d'éléments mésenchymateux qui donnent les *spermatoblastes initiaux*.

Chaque spermatoblaste initial donne naissance par ses divisions à une première génération de noyaux, les *noyaux protospermatoblastiques*, qui se divisent eux-mêmes et fournissent une deuxième génération, celle des *noyaux deutospermatoblastiques*, et de la même

manière, ceux-ci produisent une troisième génération, celle des *noyaux tritospermatoblastiques*. Chaque spermatoblaste initial se trouve ainsi transformé en une masse de substance protoplasmique, limitée par la membrane cellulaire primitive et renfermant un grand nombre de noyaux tritospermatoblastiques. Autour de ces noyaux se crée une couche périphérique de protoplasme indépendant du protoplasme commun, et tandis que le noyau fournit par ses différenciations ultérieures la tête du spermatozoïde, la couche protoplasmique produit le filament caudal.

c) ***Fécondation.*** — Il y a autofécondation dans la très grande majorité des Chéilostomes et des Cténostomes.

d) ***Développement embryonnaire.*** — Chez tous les Chéilostomes et tous les Cténostomes, la *segmentation* est *égale* et *régulière* jusqu'au stade de trente-deux blastomères.

L'*endoderme* se forme par *endocytalation* et *planulation indirecte* successives, aux dépens de quatre cellules initiales occupant le pôle oral de l'embryon. Il n'y a pas gastrulation.

La *couronne*, le *sac interne*, l'*organe piriforme*, la *calotte*, le *sillon palléal* et le *système neuro-musculaire* sont des formations ectodermiques.

L'endoderme se différencie, partiellement et tardivement, en éléments mésodermiques à forme mésenchymateuse, dont un certain nombre se groupent et constituent l'*épaississement mésodermique*.

Chez les Cyclostomes, l'œuf produit une masse cellulaire : l'*embryon primaire*, qui, par sa subdivision, fournit de petits corps à cavité centrale et à double couche cellulaire, les *embryons secondaires*. Ceux-ci évoluent et donnent chacun une larve ciliée.

La couche cellulaire externe de l'embryon secondaire représente l'ectoderme de l'embryon des autres Ectoproctes. Elle se différencie et donne la *couronne*, le *sac interne*, le *manteau*, la *calotte* et l'*organe nerveux central*. La couche cellulaire interne représente l'endoderme des autres embryons, et, comme celui-ci, elle se transforme en éléments mésenchymateux, mais, dans l'embryon au moins, elle ne produit pas d'épaississement mésodermique.

L'embryon des Cyclostomes ne diffère de l'embryon des Cténostomes et des Chéilostomes vivipares que par l'absence de l'organe piriforme et de l'épaississement mésodermique, et par la réduction du système neuro-musculaire.

c) ***Métamorphose. Formation de l'oozoïde.*** — Une fois l'embryon complètement développé, il quitte la cavité incubatrice, vit quelques heures dans le milieu extérieur sous la forme de larve libre, et se fixe ensuite pour subir la métamorphose dont le résultat est la formation de l'*oozoïde*.

Chez toutes les larves des Chéilostomes et des Cténostomes vivipares, la métamorphose commence à se produire dès les dernières phases embryonnaires, où elle se manifeste par la dégénérescence partielle de la couronne et de la fente ciliée.

La larve se fixe à un corps sous-marin par la dévagination du sac interne qui forme la *plaque adhésive*. La couronne se retourne, le manteau se déplisse, la calotte s'invagine dans la cavité larvaire, et, par la réunion des bords de la plaque adhésive avec ceux du manteau, la larve se trouve transformée en un corps globuleux, le *cystide*, dans lequel le manteau et le sac interne forment l'épithélium limitant, l'*épiderme*.

La couronne, l'organe piriforme, l'ectoderme oral et le système neuro-musculaire subissent l'*histolyse*. Les produits de leur dégénérescence sont *phagocytés* et, sous la forme de corpuscules sphériques (*corpuscules de rebut*), constituent le corps brun.

L'*épaississement méso-ectodermique* de la calotte représente l'ébauche du polypide. Celle-ci se complète par la réunion, au double épaississement, d'éléments mésodermiques différenciés aux dépens de l'endoderme, qui transforment le rudiment polypidien en une vésicule close à double paroi : c'est le stade polypidien de la double vésicule.

Les éléments endodermiques achèvent de se différencier en éléments mésodermiques, qui s'unissent aux éléments issus de la prolifération des cellules épidermiques du cystide pour donner le tissu mésenchymateux de l'oozoïde.

VII. — Bourgeonnement

Chez les Chéilostomes à colonie plurisériée, le bryozoïde terminal produit un ou deux bourgeons qui se séparent de lui à l'aide d'un cloisonnement transversal, et, dans le cas de deux bourgeons, leur individualisation se complète par un cloisonnement sagittal. Chez les Chéilostomes unisériés, tels que l'*Eucratea Lafontii*, et

chez les Cténostomes stolonifères, il y a généralement production de plusieurs bourgeons aux dépens du même bryozoïde ou du même entre-nœud ; mais ces bourgeons, indépendants les uns des autres, se forment, dans tous les cas, par une évagination des parois du bryozoïde ou de l'entre-nœud, qui se sépare de ces derniers par un cloisonnement basilaire.

Quel que soit le mode de bourgeonnement, l'épiderme du bryozoïde ou de l'entre-nœud stolonien, dans la région bourgeonnante, est caractérisé par la forme palissadique de ses cellules et la multiplication très active dont elles sont le siège. Par leurs divisions, ces cellules contribuent à l'accroissement du bourgeon, en même temps qu'elles fournissent de nombreux éléments mésenchymateux occupant la cavité de ce dernier. Parmi ces éléments, les uns se groupent et forment la cloison basilaire ou transversale et la cloison sagittale, d'autres se réunissent en un massif qui constitue l'ébauche du polypide ; enfin, d'autres encore se disposent de manière à composer le tissu mésenchymateux du blastozoïde.

Le rudiment polypidien, d'origine essentiellement mésenchymateuse, passe successivement par le stade massif, le stade creux et le stade de la double vésicule, et, parvenu à cette dernière phase, il ne diffère pas de l'ébauche du polypide dans l'oozoïde.

VIII. — Dégénérescence et régénération

Parvenu à son complet développement, le polypide vit un certain temps dans ces conditions adultes et dégénère ensuite. Il rompt ses attaches avec les parois du bryozoïde ; il se désagrège et se transforme en une masse de substance, le *corps brun*, où toute structure histologique finit par disparaître. Quelques-uns de ses éléments constitutifs n'entrent pas, cependant, dans la constitution du corps brun ; ceux-là, appartenant sans doute aux tentacules, sont phagocytés par les leucocytes vésiculaires. De même, le revêtement cellulaire externe du polypide n'entre dans la formation du corps brun que pour lui former une membrane d'enveloppe ; mais, contrairement aux autres tissus du polypide, il ne dégénère pas. Les fibres du muscle grand rétracteur des muscles pariéto-diaphragmatiques n'entrent pas, non plus, dans la constitution du corps brun ; elles

forment des *sarcolytes* qui restent libres dans la cavité générale du bryozoïde.

Le plus souvent, le polypide dégénéré est remplacé par un nouveau polypide, le *polypide régénéré*, qui se forme aux dépens d'un massif d'éléments mésenchymateux, et, comme celui des bourgeons, passe successivement par le stade massif, le stade creux et le stade de la double vésicule.

Lorsque le polypide régénéré a atteint son développement presque complet, il se met généralement en contact avec le corps brun, par l'intermédiaire du cæcum stomacal dont les parois se moulent et s'amincissent à la fois à la surface du corps brun, jusqu'à l'englober complètement. Le corps brun est alors expulsé de la cavité générale du bryozoïde par la voie digestive.

Les causes de la dégénérescence et de la régénération du polypide sont plutôt en rapport avec la formation des produits sexuels, qu'avec l'absence d'organes excréteurs spéciaux.

IX. — Système nerveux

Le système nerveux de tous les Bryozoaires Ectoproctes est composé uniquement du ganglion nerveux et des deux nerfs péri-pharyngiens, qui représentent des masses ganglionnaires rudimentaires, privées dans tous les cas de tout connectif périphérique.

Les tentacules se montrent sensibles au toucher. Le polypide réagit sous l'action du bruit. Les substances odorantes n'occasionnent aucune réaction.

X. — Organisation coloniale

Les bryozoïdes normaux, les aviculaires, l'ovicelle des Cyclostomes, les entre-nœuds stoloniens, les fibres radiciformes, les vésicules de la cavité incubatrice des Chéilostomes considérées séparément, et les épines représentent des individualités coloniales hétéromorphes.

Dans une colonie de Bryozoaire Ectoprocte marin, on ne peut distinguer que deux tissus : l'*épiderme*, dérivé de l'ectoderme embryon-

naire, et le *tissu mésenchymateux*, qui, dans l'oozoïde, a une origine double : mésodermique et ectodermique, mais qui, dans les blastozoïdes, provient uniquement de l'épiderme.

La blastogenèse et la régénération constituent deux embryogénies nouvellement acquises que l'on ne peut rapprocher de l'embryogénie proprement dite.

Montpellier, le 25 mars 1900.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Allman, G. J.

56. A Monograph of the Fresh-water Polyzoa (*Ray Society*, London, 1856)

Barrois, J.

77. Recherches sur l'embryogénie des Bryozoaires (*Travaux de l'Instit. zool. de Lille et de la Stat. zool. de Wimereux*, t. I, 1877).

79-80. Mémoire sur la métamorphose des Bryozoaires (*Annales des Sc. Nat.*, 6e sér., t. IX, 1879-80).

82. Embryogénie des Bryozoaires (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XVIII, 1882).

86. Mémoire sur la métamorphose de quelques Bryozoaires (*Annales des Sc. nat.*, 7e sér., t. I, 1886).

Beneden, P. J. Van.

45. Recherches sur l'anatomie, la physiologie et le développement des Bryozoaires qui habitent la côte d'Ostende (*Mém. Acad. Roy. Bruxelles*, t. XVIII, 1845).

Busck, G.

49. Observations on the Shepherd's Purse Coralline of Ellis (*Trans. of Micr. Soc.*, 1849.

Calvet, L.

98a. Sur le développement et la structure de la larve de quelques Bryozoaires Chéilostomes. (*C. R. de l'Acad. des Sciences*, 4 juillet 1898).

98b. Sur l'origine du polypide des Bryozoaires Ectoproctes marins (*C. R. de l'Acad. des Sciences*, 18 juillet 1898).

Caullery, M.

95. Contribution à l'étude des Ascidies composées (*Bullet. scient. de la France et de la Belgique*, t. XXVII, 1895).

Claparède, E.

71. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Seebryozoen (*Zeitschrift f. Wiss. Zool.*, Bd. XXI, 1871).

Cuénot, L.

91. Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Invertébrés (*Arch. de Zool. expérim. et gén.*, 2e sér., t. IX, 1891).
92. Etudes physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés (*Archives de Biologie*, t. XI, 1892).
97. Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés (*Arch. d'Anat. microscop.*, t. I, 1897).

Davenport, C. B.

91. Observations on Budding in Paludicella and some other Bryozoa (*Bullet. Mus. Comp. Zool. at Harvard College*, t. XXII, 1891).
92. The Germ-layers in Bryozoan buds (*Zool. Anzeiger*, N° 396, 1892).

Ehlers, E.

76. Hypophorella expansa (*Abhandl. Königl. Gessellsch. der Vissenschaft. Göttingen*, Bd. XXI, 1876).

Eisig, H.

87. Die Capitelliden (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Monograph. XVI, 1887).

Ellis, J.

56. Essai sur l'Histoire naturelle des Corallines et d'autres productions marines du même genre (*Edition française*, 1756).

Farre, A.

37. On the minute structure of some Polypi (*Philos. Transactions*, 1837).

Freese, W.

88. Anatomish-histologische Untersuchung von Membranipora pilosa (*Archiv. für Naturgesch.*, 1888).

Grant, R. E.

27. Observations on the Structure and Nature of Flustræ (*Edinburgh New Philos. Journ.*, t. III, 1827).

Haddon, A. C.

83. On Budding in Polyzoa (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, t. XXIII, 1883).

Harmer, S. F.

87. Sur l'embryogénie des Bryozoaires ectoproctes (*Arch. de Zool. expérim. et gén.*, 2e sér., t. V, 1887).
90. Origin of Embryos in Ovicells of Cyclostomatous Polyzoa (*Proced. Cambridge Philosoph. Soc.*, vol. 7, 1890).
91. On the nature of the excretory Processes in marine Polyzoa (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, t. XXXIII, 1891).
93. On the occurence of Embryonic Fission in Cyclostomatous Polyzoa (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, t. XXXIV, 1893).
95. On the development of Lichenopora verrucaria (*Proceedings of the Roy. Soc.*, vol. 59, 1895).
96. Notes on Cyclostomatous Polyzoa (*Proceedings of the Cambridge Pilos. Soc.*, vol. 9, 1896).
98. On the development of Tubulipora and on some British and Northern species of this genus (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. 41, 1898).

Hincks, T.

51. Notes on British Zoophytes (*Ann. and Mag. of N. H.*, 1851).
61. Note on Ovicells of Cheilostomata (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, 1861).
80. History of the British marine Polyzoa, 1880.

Huxley, T. H.

56. On the Reproductive Organs of the Cheilostome Polyzoa (*Quart. Journ. Micr. Sci.*, 1856).

Joliet, L.

77. Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France (*Arch. de Zool. expérim. et gén.*, t. VI, 1877).
85. Sur le bourgeonnement du polypide chez plusieurs Ectoproctes marins (*Arch. de Zool. expérim. et gén.*, Notes et Revue, 2e série, t. III, 1885).
86. Recherches sur la blastogénèse (*Arch. de Zool. expérim. et gén.*, 2e sér., t. IV, 1886).

Joyeux-Laffuie, J.

88. Description du Delagia chœtopteri (*Arch. de Zool. expérim. et gén.*, 2e sér., t. VI, 1888).

Jullien, J.

81. Note sur une nouvelle division des Bryozoaires Chéilostomiens (*Bull. Soc. Zool. de France*, 1881).
84. Mission du Cap Horn : Bryozoaires (1884).
88. Sur la sortie et la rentrée du polypide dans les zoœcies chez les Chéilostomiens monodermiés (*Bull. Soc. Zool. de France*, 1888).

Kowalevsky, A.

89. Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgane (*Biol. Centralb.*, t. 9, 1889).
95. Etude des glandes lymphatiques de quelques Myriapodes (*Arch. de Zool. expérim. et gén.*), 3e série, t. III, 1895).

Michel, A.

98. Recherches sur la Régénération chez les Amélides (*Bullet. scient. de la France et de la Belgique*, t. XXXI, 1898).

Müller, F.

60. *Archiv für Naturgeschichte*, 1860.

Nitsche, H.

70. Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen (*Zeitschrift f. Wiss. Zool.*, Bd. 20, 1871).
71. Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen (*Zeitschrift f. Wiss. Zool.*, Bd. 21, 1871).

Nordman, A. de.

39. Recherches microscopiques sur l'anatomie et le développement de Tendra zostericola (*Annales des Sc. Nat.*, 2e sér., t. XI, 1839.).

Orbigny, A. d'.

51. Paléontologie française : Terrains crétacés, t. V, 1861.

Ostroumoff, A.

85. Remarques relatives aux recherches de M. Vigelius sur des Bryozoaires (*Zool. Anzeiger*, 1885).

86. Contribution à l'étude zoologique et morphologique des Bryozoaires (*Arch. Slaves de Biologie*, t. I et II, 1886).

86-87. Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Seebryozoen (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, Bd. 7, 1886-87).

Pergens, Ed.

89a. Untersuchungen an Seebryozoen (*Zool. Anzeiger*. N° 317, 1889).

89b. Untersuchungen an Seebryozoen (*Zool. Anzeiger*. N° 318. 1889).

Perrier, Ed.

81. Les Colonies animales, Paris, 1881.

Prouho, H.

90. Recherches sur la larve de la Flustrella hispida (*Arch. de Zool. expérim. et gén.*, 2e sér., t. VIII, 1890).

92. Contribution à l'Histoire des Bryozoaires (*Arch. de Zool. expérim. et gén.*, 2e sér., t. X, 1892).

Reichert, K. B.

70. Vergleichende Anatomishe Untersuchungen über Zoobotryon pellucidus (*Abh. Akad. Wissenschaften Berlin*, 1870).

Repiachoff, W.

75. Zur Entwicklungsgeschichte der Tendra zostericola *Zeitschrift f. Wiss. Zool.*, Bd. 25, 1875).

76. Zur Naturgeschichte der chilostomen Seebryozoen (*Zeitschrift f. Wiss. Zool.*, Bd. 26, 1876).

78. Ueber die ersten embryonalen Entwicklungsvorgänge bei Tendra zostericola (*Zeitschrift f. Wiss. Zool.*, Bd 30, Suppt, 1878.

79a. Embryologie der Tendra (*Zool. Anzeiger*, 1879).

79b. Embryologie der Bowerbankia (*Zool. Anzeiger*, 1879).

80a. Zur Kenntniss der Bowerbankia-Larven (*Zool. Anzeiger*, 1880).

80b. Zur Morphologie der Bryozoen (*Schrift. der Neuruss. Naturf.-Gessels. Odessa*, Bd. 6, 1880 — *en russe*).

Sabatier, A.

93. De la Spermatogenèse chez les Crustacés Décapodes (*Trav. de l'Inst. de Zool. de Montpellier et de la Stat. marit. de Cette*, 2e sér., Mém. N° 3, 1893).

96. De la Spermatogenèse chez les Poissons Sélaciens (*Trav. de l'Inst. de Zool. de Montpellier et de la Stat. marit. de Cette*, 2e sér., Mém. N° 4, 1896).

Salensky, M.

74. Untersuchungen an Seebryozoen (*Zeitschrift f. Wiss. Zool.*, Bd 24, 1874.

Seeliger, O.

90. Bemerkungen und Knospenentwicklung der Bryozoen (*Zeitschrift f. Wiss. Zool.*, Bd. 50, 1890).

Smitt, F. A.

65. Hafsbryozoernas utveckling och fettkroppar (*Œfversigt af Kongl. Vetensk — Akad. Förhandl.*, Stockolm, 1865).

Vigelius, J. W.

82. Zur Entstehung und Entwicklung der Geschlechtsproducte bei Chilostomen Bryozoen (*Biol. Centralblatt*, t. II, N° 14, 1882).
83. Morphologische Untersuchungen über Flustra membranaceo-truncata *Biol. Centralblatt*, t. III, N° 23, 1883).
84. Die Bryozoen gesammelt während der dritten und vierten Polarfahrt des « Willem Barents » in den Jahren 1880 und 1881 (*Bijdr. tot de Dierkunde*, Amsterdam, 1884).
86. Zur Ontogenie der marinen Bryozoen (*Mitth. Zool. Stat. Neapel.* Bd 6, 1886).
88. Zur Ontogenie der marinen Bryozoen (*Mitth. Zool. Stat. Neapel.* Bd 8, 1888).

Vogt, C.

76. Sur le Loxosome des Phascolosomes *Arch. de Zool. expérim. et gén*, t. V, 1876).

EXPLICATION DES PLANCHES

Abréviations conservant la même signification dans les différentes figures :

an..... anus.
ar..... aréa membraneuse frontale.
ba..... palettes des taches pigmentaires de la larve.
bl..... blastocœle.
ca..... région cardiaque de l'estomac
cal.... calotte.
cæc ... cæcum stomacal.
cb..... corps brun.
cc..... canal circulaire.
ce..... couche externe du rudiment polypidien.
ci..... couche interne du rudiment polypidien.
cl..... cloison interzoéciale.
co..... couronne.
cr... . corpuscules de rebut.
cry.... cryptocyste.
cs..... collerette de soies.
ct..... canal tentaculaire.
cu..... cuticule.
d ou *di* diaphragme vaginal.
dsp.... morule deutospermatoblastique.
egn.... évagination du ganglion nerveux.
em.... éléments mésenchymateux.
end.... endoderme.
ep..... épiderme ou endocyste.
epe.... épaississement ectodermiq.
epi.... épine.
epm... épaississement mésodermiq.
est.... estomac.
ete.... épithélium tentaculaire externe.
eti..... épithélium tentaculaire interne.
f..... follicule.
fc..... fente ciliée.
fnm... faisceau neuro-musculaire.
fo..... face orale.
fs..... fossette supérieure.
fu..... funicule.
fuc.... cordon funiculaire central.
ful.... cordons funiculaires latéraux
fut.... cordons funiculaires transversaux.
ge..... gésier.
glv.... glandes vaginales.
gn.... ganglion nerveux.
gt..... gaine tentaculaire.
gt'.... région vaginale sus-diaphragmatique.
gv..... globules vitellins.
h ou *hy* hypostège.
i..... diverticule intestinal.
ie..... initiales endodermiques.
ja..... jabot.
l..... leucocytes.
lph.... lophophore.
ls..... leucocytes sphérulaires.
lv..... leucocytes vésiculaires.
mb.... membrane basale.
mec... membrane anhiste du canal circulaire.
meg... membrane anhiste de la gaine tentaculaire.
met.... membrane anhiste des tentacules.
mugr.. muscle grand rétracteur.

muop.. muscles operculaires.
mup... muscles pariétaux.
mupd.. muscles pariéto-diaphragmatiques.
muph.. fibres musculaires péri-pharyngiennes.
mupo.. fibres musculaires péri-œsophagiennes.
mupv.. bandes ou muscles pariéto-vaginaux.
np..... nerfs péri-pharyngiens.
ob..... orifice buccal.
oc..... orifice du canal circulaire.
oes.... œsophage.
oit.... organe intertentaculaire.
onc.... organe nerveux central de l'embryon.
op..... opercule.
osi.... orifice du sac interne.
ova.... ovaire.
ovu.... ovules.
ovud.. ovules dégénérés.
oz..... orifice zoécial.
pa..... polypide abortif de l'aviculaire : organe cilié.
pc..... pores de communication.
pfse... plexus nerveux sous-ectodermique.
ph..... pharynx.
plc.... plaques de communication.
plv.... plumet vibratile.
pplv... papille du plumet vibratile.
psp.... morules protospermatoblastiques.
pst.... pseudostatoblaste.
py.... pylore.
re..... rectum.
rm.... revêtement mésenchymateux du polypide.
rp..... rudiment polypidien.
rmp... réseau mésenchymateux pariétal.
sgi.... système glandulaire infér.
sgs.... système glandulaire supér.
si..... sac interne.
sp..... morules spermatoblastiques.
spa.... sillon palléal.
spe.... spermatozoïdes.
spo.... morules tritospermatoblastiques ciliées.
t..... tentacules.
ta..... taches pigmentaires de la larve.
tm..... tissu mésenchymateux.
tr..... fibres musculaires transversales du canal circulaire.
tsp.... morules tritospermatoblastiques.
voi.... vésicule ovicellienne infér.
vos.... vésicule ovicellienne supér.

PLANCHE I [1]

Bugula Sabatieri

Fig. 1. — Plusieurs colonies à différents états de développement, fixées sur une feuille de *Zostera marina*. Gr. nat.

Fig. 2. — Oozoïde et premier blastozoïde vus par le côté gauche. — *Ob.* A, *oc.* 4.

pha, éléments endodermiques incomplètement différenciés faisant déjà partie du tissu mésenchymateux.

Fig. 3. — Bryozoïde vu par la face frontale et sur le vivant. — *Ob.* A, *oc.* 4.

L'aviculaire n'a pas été représenté dans cette figure.

Fig. 4. — Portion d'un rameau observé sur le vivant et par la face dorsale. — *Ob.* A, *oc.* 4.

Fig. 5. — Jeune polypide à l'état de dévagination.

Fig. 6. — Coupe optique de la portion terminale d'un tentacule coloré par le vert de méthyle.

a, vésicules excrétrices ; *b*, écartement cellulaire simulant un orifice terminal ; *st*, soies tactiles.

Fig. 7. — Lambeau d'épiderme après imprégnation par le nitrate d'argent et coloration au vert de méthyle

Fig. 8. — Extrémité supérieure d'un bryozoïde coloré au vert de méthyle, montrant les dispositions de la musculature vaginale et pariétale. — *Ob.* A, *oc.* 4.

---

(1) Dans les différentes planches, toutes les figures ont été observées avec les objectifs et les oculaires de Zeiss ; quelques-unes ont été examinées avec l'objectif à immersion de Leitz ($^1/_{12}$ de pouce). Enfin, toutes ont été dessinées à la chambre claire d'Abbe et, sauf indication contraire, avec l'objectif D et l'oculaire 2.

Fig. 9. — Portion de la région terminale d'un rameau observé par la face dorsale. — *Ob.* A, *oc.* 2.

PLANCHE II

Bugula Sabatieri

Fig. 1. — Coupe longitudinale dorso-frontale d'un jeune polypide.

ect, épithélium tentaculaire externe.

Fig. 2. — Coupe transversale de la région tentaculaire d'un jeune polypide.

ect, épithélium tentaculaire externe ; *ms*, cellules qui formeront la couche externe des tentacules.

Fig. 3. — Coupe transversale d'un des tentacules de la figure précédente. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Les indications *ect* et *ms* ont la même valeur que dans la figure 2.

Fig. 4. — Coupe transversale de la région tentaculaire d'un polypide adulte.

Fig. 5. — Coupe transversale de deux tentacules d'un polypide adulte. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 6 et 7. — Deux coupes transversales successives de la région tentaculo-pharyngienne d'un polypide adulte.

Fig. 8. — Coupe transversale de la région pharyngienne dans un polypide adulte.

La fig. 7 étant considérée comme représentant la première coupe, la fig. 8 représente la quatrième coupe de la même série.

Fig. 9. — Coupe transversale légèrement oblique d'un polypide adulte, rencontrant en partie le pharynx et l'œsophage, ainsi que la région cardiaque et le cæcum stomacal.

Fig. 10. Coupe transversale de l'œsophage, montrant la section des saillies de l'épithélium interne.

Fig. 11. — Coupe transversale de l'œsophage dans le voisinage du cardia.

Fig. 12. — Coupe transversale montrant la section de l'œsophage comprise dans la cavité cardiaque.

La figure 10 étant supposée la première coupe de la série, la fig. 11 représente la quatrième et la fig. 12, la septième.

Fig. 13. — Portion d'une coupe longitudinale fronto-dorsale d'un polypide adulte.

Fig. 14. — Portion d'une coupe longitudinale dorso-frontale d'un rameau, montrant les rapports existant entre deux bryozoïdes successifs.

mud, section des fibres musculaires circulaires du diaphragme.

Fig. 15. — Quelques fibres du muscle grand rétracteur. — *Imm. oc.* 2.

Fig. 16. — Quelques fibres des muscles pariétaux. — *Imm., oc.* 2.

PLANCHE III

Bugula Sabatieri

Fig. 1. — Bourgeon avicularien, coupe longitudinale.

Fig. 2. — Bourgeon avicularien, coupe transversale.

Fig. 3. — Bourgeon avicularien, plus âgé que les précédents. Coupe longitudinale.

La mandibule et les deux couches du rudiment polypidien sont différenciées.

Fig. 4. — Coupe longitudinale dorso-frontale d'un aviculaire adulte.

muab, muscles abducteurs mandibulaires; *muad*, muscles adducteurs mandibulaires ; *mup*, muscles pariétaux.

Fig. 5. — Développement de l'ovicelle. Coupe sagittale des deux vésicules ovicelliennes.

Fig. 6. — Coupe sagittale de l'ovicelle adulte et d'un embryon logé dans la cavité d'incubation.

mud, muscles dilatateurs de la cavité d'incubation ; *mur*, muscles rétracteurs de la paroi frontale de la vésicule ovicellienne inférieure.

Fig. 7. — Eléments libres de la cavité générale d'un cystide, peu de temps après la fixation de la larve.— *Ob.* F, *oc.* 2.

a et *b* phagocytes renfermant un histolyte de cils vibratiles ; *cr*, corpuscules de rebut ; *ee*, élément endodermique non encore différencié ; *em*, éléments mésenchymateux provenant de la différenciation des cellules endodermiques ; *hco*, histolyte des cellules coronales ; *hev*, histolyte des cils vibratiles ; *hg*, histolyte glandulaire.

Fig. 8. — Eléments libres de la cavité générale d'un cystide plus âgé. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Les indications ont la même signification que dans la figure précédente.

Fig. 9. — Réseau mésenchymateux dans un jeune blastozoïde. Coloration au vert de méthyle.

Fig. 10. — Réseau mésenchymateux pariétal et leucocytes dans un bryozoïde adulte. Coloration au vert de méthyle.

Fig. 11. — Leucocytes sphérulaires et vésiculaires, examinés après coloration par le vert de méthyle.— *Ob.* D, *oc.* 4.

Fig. 12. — Leucocytes vésiculaires d'un bryozoïde dont le polypide a dégénéré. — *Ob.* D, *oc.* 4.

Quelques-uns de ces leucocytes (*ph*), ont phagocyté des produits de dégénérescence.

Fig. 13. — Ovaire différencié aux dépens d'une anastomose mésenchymateuse.

Fig. 14. — Ovaire pariétal et cellules ovulaires différenciées au sein du cordon funiculaire central.— *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 15 et 16. — Deux ovaires suspendus au réseau mésenchymateux pariétal. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 17 — Différenciation des cellules spermatoblastiques initiales aux dépens des éléments du tissu funiculaire.

a, éléments en voie de se séparer des cordons funiculaires ; *b*, les mêmes éléments devenus libres ; *c*, les mêmes ayant perdu leurs prolongements, et transformés en cellules spermatoblastiques initiales.

Fig. 18. — Portion d'une coupe longitudinale d'un bryozoïde, montrant les morules spermatoblastiques aux divers stades de leur développement.

Fig. 19. — Phases diverses de la transformation des cellules spermatoblastiques initiales en morules protospermatoblastiques. Coupe. — *Imm.*, *oc.* 2.

b, éléments mésenchymateux non différenciés ; *c*, cellules spermatoblastiques initiales ; c_1, les mêmes en voie de division ; c_2, c_3, les mêmes après les divisions du noyau ; *psp*, morule protospermatoblastique.

Fig. 20. — Les deux premières générations de noyaux spermatoblastiques. Coupe. — *Ob.* F, *oc.* 4.

Fig. 21. — Morule tritospermatoblastique. Coupe — *Ob.* F, *oc.* 4.

Fig. 22. — Portion d'une coupe de morule tritospermatoblastique, dans laquelle le filament caudal des spermatozoïdes est ébauché. — *Imm.*, *oc.* 4.

Fig. 23, 24, 25, 26 et 27. — Stades successifs de la formation définitive des spermatozoïdes. — *Imm.*, *oc.* 4.

Fig. 28. — Quatre spermatozoïdes réunis par une partie du protoplasme caduc, dans lequel leur tête se trouve encore engagée. — *Ob.* F, *oc.* 4.

PLANCHE IV

Bugula Sabatieri

Abréviations communes à plusieurs figures de cette planche.

b... cellules de la collerette vésiculeuse supérieure ;
b'... cellules de la collerette vésiculeuse inférieure ;
c... épithélium palléal ;
d... tampon du sac interne ;
ect. ectoderme ;
ectab ectoderme aboral ;
ecto ectoderme oral ;
eiv... cavité d'incubation ;
evoi.. épiderme de la vésicule ovicellienne inférieure ;
evos.. épiderme de la vésicule ovicellienne supérieure ;
ie ... initiales endodermiques ;
mupo musculature de la vésicule ovicellienne inférieure ;
pbl... pseudo-blastopore.

Fig. 1. — Œuf dans la cavité d'incubation.

Fig. 2. — Stade 2 du développement embryonnaire. Coupe.

Fig. 3. — Stade 4 — — —

Fig. 4. — — 8 — — —

Fig. 5. — — 16 — — —

Fig. 6. — — 32 — — —

Fig. 7. — — 32 — — —

Les initiales endodermiques se différencient des autres blastomères.

Fig. 8. — Coupe méridienne d'un embryon.

Le noyau des initiales endodermiques est divisé.

Fig. 9. — Coupe méridienne d'un embryon.

Les initiales endodermiques ont donné par leur division quatre cellules endodermiques renfermées dans le blastocœle.

Fig. 10. — Coupe méridienne d'un embryon.

Cette figure montre que des deux rangées cellulaires équatoriales *a* et *b*, c'est la rangée inférieure *a* qui forme la couronne.

Fig. 11. — Coupe méridienne d'un embryon.

La couronne est complètement différenciée. L'ectoderme oral a les caractères d un épithélium cylindrique. L'ectoderme aboral se montre subdivisé en deux régions, dont l'une *(c)*, périphérique, formera le manteau, et l'autre, centrale, la calotte.

Fig. 12. — Section sagittale d'une ovicelle, coupant un embryon suivant un plan méridien.

Le sac interne s'est formé par l'invagination de l'ectoderme oral ; la calotte et le manteau sont beaucoup plus distincts qu'au stade de la figure précédente.

Fig. 13. — Coupe méridienne d'un embryon plus développé que le précédent.

Les deux systèmes glandulaires sont différenciés, et au centre de la calotte, on distingue l'organe nerveux central déjà relié à l'organe piriforme par un tractus fibrillaire.

Fig. 14. — Coupe transversale oblique d'un embryon, à peu près de même âge que celui de la figure 13.

Fig. 15. — Coupe sagittale médiane de la larve.

Fig. 16 [1]. — Coupe transversale oblique de la larve au niveau de la calotte.

Fig. 17-20 [1]. — Portions antérieures de coupes transversales d'une même série faites dans la larve libre à divers niveaux.

Fig. 21 [1]. — Coupe transversale de la larve rencontrant la fente ciliée.

Fig. 22 [1]. — Coupe transversale de la larve dans la région du tampon du sac interne.

Fig. 23. — Portion d'une coupe transversale de larve rencontrant deux taches pigmentaires. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 24. — Diverses formes d'éléments libres de la cavité générale de la larve, montrant les divers degrés de la différenciation des cellules endodermiques en cellules mésodermiques à caractères mésenchymateux.

e_1 cellules endodermiques ; e_2 e_3 e_4, formes de passage ; m cellules mésodermiques complètement différenciées.

PLANCHE V

Bugula Sabatieri

Fig. 1. — Oozoïde observé par transparence, deux heures après la fixation de la larve.

Fig. 2. — Cystide de 2 heures fixé sur une pellicule de collodion. Coupe sagittale médiane.

Fig. 3. — Cystide de six heures. Coupe sagittale médiane.

Le rudiment polypidien est au stade de la double vésicule. L'épiderme apical prolifère activement, donnant des éléments mésenchymateux.

---

[1]) La larve ayant été débitée en seize coupes d'une épaisseur de 6 μ 6, la figure 16 représente la 2e coupe (aborale) ; la figure 17, la sixième ; la figure 18, la septième ; la figure 19, la neuvième ; la figure 20, la dixième ; la figure 21, la onzième ; et enfin, la figure 22 est une combinaison de la quatorzième et de la quinzième coupes.

Fig. 4. — Ozoïde de 24 heures. Coupe optique longitudinale.

Fig. 5. — Portion d'une coupe sagittale d'un ozoïde de 48 heures ayant déjà produit le bourgeon du premier blastozoïde.

Le rudiment polypidien du bourgeon, au stade massif, n'est pas encore distinct de la cloison interzoéciale.

Fig. 6. — Coupe transversale du bourgeon du premier blastozoïde à un stade un peu plus avancé que le précédent.

Le rudiment polypidien est au stade creux. La cloison interzoéciale est complètement formée.

Fig. 7. — Bourgeon terminal. Coupe sagittale.

Le rudiment polypidien est au stade massif. Certaines cellules mésenchymateuses présentent le caractère ovulaire.

Fig. 8. — Bryozoïde terminal. Coupe transversale.

L'épiderme offre deux centres de prolifération qui donneront deux rudiments polypidiens.

Fig. 9. — Coupe sagittale de la partie marginale d'un rameau.

La cloison interzoéciale qui séparera le bourgeon du bryozoïde sub-terminal n'est pas encore complète. Le rudiment polypidien, encore au stade massif, montre, cependant, une portion centrale plus claire, dans laquelle apparaît plus tard la cavité du rudiment au stade creux.

Fig. 10. — Coupe sagittale d'un bourgeon renfermant un rudiment polypidien au stade de la double vésicule.

Fig. 11. — Coupe transversale d'un jeune polypide.

Le pincement latéral de la double vésicule commence de s'accuser.

Fig. 12. — Coupe transversale d'un jeune polypide.

La cavité du divercule intestinal est distincte de la cavité frontale du rudiment. Les tentacules et la gaine tentaculaire sont ébauchés.

Fig. 13. — Coupe transversale d'un jeune polypide.

Les parois du diverticule intestinal sont distinctes de celles de la cavité pharyngo-œsophagienne. Le canal circulaire fait son apparition.

Fig. 14. — Coupe sagittale d'un bourgeon dont le jeune polypide est au stade de celui de la figure précédente.

Le diverticule intestinal ne communique avec la cavité frontale que par un seul orifice qui devient plus tard l'anus. La gaine tentaculaire est reliée à la paroi frontale du bourgeon, par un cordon formé de cellules mésenchymateuses.

Fig. 15. — Coupe transversale d'un jeune polypide dans lequel l'estomac communique avec la cavité pharyngo-œsophagienne.

Fig. 16. — Coupe longitudinale d'un polypide un peu plus âgé que le précédent.

L'évagination qui donne le ganglion nerveux est très distincte. Le canal circulaire n'est pas ébauché. La communication de l'œsophage avec l'estomac ne s'est pas encore produite.

Fig. 17-19. — Phases successives du développement de la gaine tentaculaire et, principalement, de la musculature vaginale, observées sur une colonie fixée et colorée en masse.

Fig. 20. — Diaphragme et muscles pariéto-diaphragmatiques.

PLANCHE VI

Lepralia Pallasiana

Fig. 1. — Structure générale du bryozoïde, observée sur un échantillon décalcifié et coloré en masse. — *Ob.* A, *oc.* 4.

mupv$_1$ *mupv*$_2$, *mupv*$_3$, bandes musculaires pariéto-vaginales.

Fig. 2. — Portion de coupe longitudinale dans la région du pharynx. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 3. — Coupe transversale d'un tentacule — *Imm.*, *oc.* 4.

n_1, n_2, n_3, n_4, n_5, n_6, n_7, n_8, n_{10}, noyaux cellulaires de l'épithélium externe.

Fig. 4. — Coupe transversale du lophophore passant par l'orifice du canal circulaire.

Fig. 5. — Organe glandulaire vaginal. — *a*, coupe longitudinale ; *b*, coupe transversale.

Fig. 6. — Coupe transversale d'un bryozoïde. — *Ob.* A, *oc.* 4.

ecl$_1$, ectocyste proprement dit ; *ep*$_1$, épiderme de l'hypostège.

Membranipora pilosa

Fig. 7. — Structure générale du bryozoïde, observée sur le vivant.

Fig. 8. — Coupe transversale de la couronne tentaculaire. — *Ob.* D, *oc.* 4.

Fig. 9. — Coupe transversale d'un tentacule. — *Ob.* F, *oc.* 4.

Fig. 10. — Coupe longitudinale oblique de l'organe intertentaculaire. — *Ob.* D, *oc.* 4.

i, cavité inférieure de l'organe intertentaculaire ; *oi*, orifice supérieur ; *s*. cavité supérieure du même organe.

Fig. 11. — *Cellaria fistulosa*. Coupe longitudinale fronto-dorsale d'un bryozoïde. — *Ob.* A, *oc.* 2.

e, embryon ; *chi*, cavité d'incubation ; ecl_1, ectocyste proprement dit ; ep_1, épiderme hypostégique ; *muop'*, muscles de l'opercule de la cavité d'incubation ; *oe*, orifice externe de la cavité d'incubation ; *oi*, orifice interne de la même ; *s*, sac membraneux dans lequel l'embryon évolue.

Fig. 12. — *Cellepora pumicosa*. Organe glandulaire vaginal. Coupe longitudinale.

Fig. 13. — *Bowerbankia pustulosa*. Structure générale du bryozoïde observée sur le vivant. — *Ob.* A, *oc.* 4.

a, *b*, c, leucocytes.

Fig. 14. — *Lepralia Pallasiana*. Coupe tangentielle d'une plaque de communication latérale.

PLANCHE VII

Fig. 1. — *Microporella Heckeli*. Coupe sagittale médiane d'un bryozoïde. — *Ob.* A, *oc.* 4.

Le cryptocyste calcifié a été représenté par des hachures *ecl*, ectocyste proprement dit ; *md*, mandibule de l'aviculaire ; *muab*, muscle abducteur mandibulaire ; *muad*, muscle adducteur mandibulaire ; *pma*, pores marginaux ; *pme*, pore médian.

Fig. 2. — *Membranipora pilosa*, var. *tenuis*. Coupe longitudinale du rectum.

Fig. 3. — *Lepralia Pallasiana*. Région cardiaque de l'estomac. Coupe transversale.

ei, épithélium interne.

Fig. 4. — *Bowerbankia pustulosa*. Coupe transversale d'un bryozoïde.

ect, ectocyste.

Fig. 5. — *Bowerbankia pustulosa*. Coupe transversale d'un tentacule — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 6. — *Bowerbankia pustulosa*. Coupe transversale du cæcum stomacal — *Ob.* F, *oc.* 2.

ei, épithélium interne.

Fig. 7. — *Bowerbankia pustulosa*. Portion d'une coupe longitudinale du polypide. Région œsophagienne.

Fig. 8. — *Amathia semiconvoluta*. Coupe transversale d'un bryozoïde pratiquée au niveau du pharynx et rencontrant le cardia, le gésier et le rectum.

Fig. 9. — *Amathia semiconvoluta*. Portion d'une coupe longitudinale du stolon, montrant la structure du funicule au niveau d'une cloison — *Imm.*, *oc.* 2.

Fig. 10. — *Alcyonidium cellarioïdes*. Coupe transversale d'un bryozoïde adulte pratiquée à la hauteur de la région tentaculaire — *Ob.* A, *oc.* 4.

ect', *ect''*, les deux couches de l'ectocyste.

Fig. 11. — *Alcyonidium cellarioïdes*. Coupe transversale de l'organe intertentaculaire et de quatre tentacules (t_1, t_2, t_3, t_4). — *Imm.*, *ocul.* 2.

Fig. 12. — *Cylindrœcium dilatatum*. Coupe longitudinale d'un bryozoïde, dont la cavité générale est confondue avec celle de l'entre-nœud stolonien. — *Ob.* A, *oc.* 4.

ect, ectocyste.

Fig. 13. — *Cylindrœcium dilatatum*. Coupe transversale de la région pharyngienne.

eph, épithélium interne pharyngien; *a*, *a'*, masses ganglionnaires représentant les nerfs péri-pharyngiens.

Fig. 14. — *Pherusa tubulosa*. Tentacule, section transversale. — *Imm.*, *oc.* 2.

Fig. 15. — *Crisia denticulata*. Coupe transversale d'un rameau de la colonie.

Les polypides renfermés dans les bryozoïdes (b_1, b_2, b_3, b_4 et b_5) sont rencontrés à des niveaux différents.
ect', *ect''*, les deux feuillets cuticulaires de l'ectocyste.

Fig. 16. — *Crisia denticulata*. Tentacule, section transversale. — *Imm.*, *oc.* 2.

Fig. 17. — *Crisia denticulata*. Portion d'une coupe longitudinale dans le polypide.

Le contour de la région cardiaque qui n'a pas été rencontrée par la coupe, est représenté par un trait pointillé

PLANCHE VIII

Abréviations particulières à cette planche.

a, *a'*, *a''*, différentes formes de leucocytes univésiculaires.
b,..... leucocytes plurivésiculaires.
b',..... leucocytes plurivésiculaires à granules albuminogènes nombreux.
scl, scl_1, scl_2, différents états des sarcolytes.
tm,..... tissu mésenchymateux.

Fig. 1. — *Bugula turbinata*. Portion d'un bryozoïde dont le polypide a dégénéré, observé par transparence et sur le vivant.

Fig. 2. — *Bugula calathus*. Leucocytes vésiculaires et leucocytes sphérulaires de la cavité générale du bryozoïde. Coloration par l'hématoxyline et l'éosine, après fixation par le liquide de Roule. — *Imm.*, *oc.* 2.

Fig. 3. — *Bugula avicularia*. Différentes formes de leucocytes observés sur le vivant, dans la cavité générale d'un bryozoïde adulte.

Fig. 4. — *Bugula neritina*. Portion d'une coupe longitudinale d'un bourgeon terminal. Fixation : liq. de Roule. Coloration : hématoxyline et éosine — *Imm.*, *oc.* 2.

Cette coupe montre la prolifération des cellules épidermiques et la différenciation des éléments qu'elles produisent en cellules du tissu mésenchymateux *(em')* et en leucocytes *(lv* et *ls)*.

Fig. 5. — *Bugula neritina*. Portion du réseau mésenchymateux pariétal et leucocytes vésiculaires, observés sur le vivant.

Fig. 6. — *Bugula neritina*. Structure d'une nodosité du réseau précédent, sur le vivant. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 7. — *Bugula neritina*. Aspect sous lequel se présentent le réseau mésenchymateux et les leucocytes, après dissociation aux aiguilles montées, sur le vivant.

Fig. 8. — *Bugula neritina*. Coupe optique longitudinale d'un tentacule observé pendant une coloration au vert de méthyle, sur le vivant.

Cette figure montre le pigment déposé dans les cellules du bord tentaculaire externe, d'où il est rejeté sous forme de petites vésicules *(v,v')*.

Fig. 9. — *Eucratea Lafontii*. Bryozoïde dont le polypide a dégénéré, observé sur le vivant — *Ob.* A, *oc.* 2.

On distingue par transparence, à travers les parois du bryozoïde, le réseau mésenchymateux pariétal *(rmp)* formé de petites granulations jaunes, ainsi que le rudiment du polypide régénéré *(rp)*, en contact avec le corps brun *(cb)*.

Fig. 10. — *Flustra securifrons*. Réseau mésenchymateux pariétal et leucocytes observés sur le vivant, dans la cavité générale d'un bryozoïde adulte. — *Ob.* D, *oc.* 4.

Fig. 11. — *Membranipora Rosselii*. Sarcolytes et leucocytes. Fixation : liq. de Roule. Coloration : hématoxyline et éosine. — *Imm.*, *oc.* 2.

Fig. 12. — *Membranipora Rosselii*. Portion du réseau mésenchymateux pariétal d'un bryozoïde ayant subi la même technique que les éléments précédents. — *Imm.*, *oc.* 2.

Fig. 13. — *Membranipora pilosa*. Sarcolytes dans la cavité générale d'un bryozoïde dont le polypide a dégénéré. Fixation-coloration : carmin de Schneider.

Fig. 14. — *Cellaria fistulosa*. Leucocytes sphérulaires et cordon funiculaire. Fixation : liq. de Roule. Coloration : carmin boraté. Coupe.

Fig. 15. — *Microporella Heckeli*. Portion d'une coupe de bryozoïde passant par un pore marginal.

Les leucocytes sphérulaires sont nombreux dans la cavité hypostégique correspondant au pore, ainsi que dans la cavité générale et au voisinage du pore.

Fig. 16. — *Amathia semiconvoluta*. Leucocytes vésiculaires et sphérulaires de la cavité générale d'un bryozoïde, observés sur le vivant.— *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 17. — *Amathia semiconvoluta*. Les mêmes leucocytes après coloration par le vert de méthyle.— *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 18. — *Amathia semiconvoluta*. Les mêmes leucocytes dans un bryozoïde ayant vécu 48 heures dans la solution physiologique de brun Bismarck. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 19. — *Amathia lendigera*. Deux bryozoïdes portés par le stolon, montrant l'aspect général que leur donnent les leucocytes qu'ils renferment. — *Ob.* A, *oc.* 4.

Fig. 20. — *Amathia lendigera*. Leucocytes observés sur le vivant après dissociation.

Fig. 21. — *Bowerbankia pustulosa*. Deux sortes de leucocytes observés sur le vivant. — *Ob.* A, *oc.* 2.

Fig. 22. — *Crisia denticulata*. Leucocytes de la cavité générale d'un bryozoïde. Coupe. Fixation : liq. de Roule. Coloration : hématoxyline et éosine. — *Imm.*, *oc.* 2.

Fig. 23. — *Crisia denticulata*. Lambeau d'une coupe tangentielle de l'ectocyste.

A chacun des pores correspond un leucocyte sphérulaire

Fig. 24. — *Crisia denticulata*. Portion d'une coupe longitudinale des parois de l'ovicelle. — *Imm.*, *oc.* 2.

Les leucocytes sphérulaires sont toujours abondants au voisinage des pores.

PLANCHE IX

Fig. 1. — *Bugula avicularia*. Ovaire œsophagien en voie de développement. Coupe.

Fig. 2. — *Lepralia Pallasiana*. Coupe d'un ovaire montrant un ovule dégénérescent (*ovud*). Fixation : liq. chromo-chlorydrique. Coloration : carmin boraté.

Fig. 3. — *Lepralia Pallasiana*. Coupe tangentielle du follicule ovarien. — Même technique.

Fig. 4. — *Membranipora pilosa*, var. *tenuis*. Jeune ovaire. Coupe. Même technique.

Fig. 5. — *Membranipora pilosa*, var. *tenuis*. Ovaire dont quelques ovules ont atteint leur maturité. Coupe. Même technique.

Fig. 6. — *Membranipora pilosa*, var. *tenuis*. Œuf libre. Même technique.

Fig. 7. — *Membranipora pilosa*, var. *dentata*. Œuf libre.

Fig. 8. — *Alcyonidium cellarioïdes*. Coupe d'un ovaire dont les ovules périphériques sont presque mûrs — Fixation : liq. de Roule. Coloration : hématoxyline et éosine.

Fig. 9. — *Alcyonidium cellarioïdes*. Œuf libre.

Fig. 10. — *Cylindrœcium dilatatum*. Coupe transversale du cæcum stomacal du polypide, montrant les ovules insérés à la périphérie de cet organe. Fixation : liq. de Roule. Coloration : carmin boraté.

Fig. 11. — *Cylindræcium dilatatum*. Portion d'une coupe longitudinale du cæcum stomacal d'un polypide dégénérescent. Même technique.

Les ovules ayant atteint leur maturité sexuelle tombent dans la cavité générale du bryozoïde.

Fig. 12. — *Lepralia Pallasiana*. Portion d'une coupe longitudinale montrant plusieurs morules spermatoblastiques de générations différentes. Fixation : liq. de Roule. Coloration : hématoxyline et éosine.

Fig. 13. — *Membranipora pilosa*. Portion d'une coupe longitudinale montrant plusieurs morules spermatoblastiques de générations différentes. Fixation : liq. de Roule. Coloration : hématoxyline et éosine.

Fig. 14, 15 et 16. — *Lepralia Pallasiana*. Divers stades de la formation de la morule protospermatoblastique. Coupe. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Les noyaux sont disposés au sein du protoplasme commun suivant des plans de clivage très évidents.

Fig. 17 (1). — *Lepralia Pallasiana*. Massif protospermatoblastique ayant l'aspect d'une grappe. Coupe. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 18. — *Lepralia Pallasiana*. Morules protospermatoblastiques ayant perdu la forme en grappe. Coupe. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 19. — *Lepralia Pallasiana*. Deux morules protospermatoblastiques dans lesquelles plusieurs noyaux sont en voie de division pour donner une deuxième génération. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 20. — *Lepralia Pallasiana*. Morule deutospermatoblastique nouvellement formée. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Les noyaux sont irrégulièrement distribués dans le protoplasme commun.

---

(1) Les préparations que représentent les figures 17, 25, 26 à 31, ont été fixées par les mélanges chromo-chlorhydriques A et B et colorées au carmin boraté. Celles des figures 19, 20, 22 à 24, ont été fixées de la même manière et colorées à l'hématoxyline. Enfin celles des figures 18 et 21 ont été traitées par le liquide de Roule, l'hématoxyline et l'éosine.

Fig. 21. — *Lepralia Pallasiana.* Morule deutospermatoblastique dont les noyaux sont prêts à subir la division. Coupe — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 22. — *Lepralia Pallasiana.* Morule deutospermatoblastique dans laquelle plusieurs noyaux se sont divisés, tandis que d'autres sont en cinèse ou sur le point de se diviser. Coupe — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 23 et 24. — *Lepralia Pallasiana.* Morules tritospermatoblastiques. Coupes — *Ob.* F, *oc.* 2.

Dans la figure 23, les noyaux sont encore épars au sein du protoplasme commun. Dans la figure 24 qui représente une morule tritospermatoblastique plus ancienne que celle de la figure 23, les noyaux sont, au contraire, régulièrement disposés à la périphérie de la morule.

Fig. 25. — *Lepralia Pallasiana.* Morule tritospermatoblastique se transformant en morule ciliée. Coupe — *Ob.* F, *oc.* 2.

La couche de protoplasme propre (*a*) s'est formée autour de chaque noyau (*n*), et dans la partie inférieure de la figure elle forme déjà l'ébauche du filament caudal (*b*). Dans cette même partie, le noyau se trouve subdivisé en deux portions secondaires (*n'* et *n"*).

Fig. 26 à 31. — *Lepralia Pallasiana.* Différentes phases de la formation du spermatozoïde. Coupes. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 32. — *Cellaria fistulosa.* Protoplasme caduc (*cr*) abandonné par les spermatozoïdes au moment de leur mise en liberté.

Fig. 33. — *Membranipora pilosa,* var. *dentata.* Faisceau de spermatozoïdes soumis à l'action du carmin de Schneider, sur le vivant.

a, au début de la coloration ; *b*, pendant la coloration ; *c*, après la coloration.

PLANCHE X

Abréviations particulières aux figures de cette planche

b.. cellules de la collerette vésiculaire supérieure.
c.. manteau.
cce couche cellulaire externe de l'embryon secondaire.
cci couche cellulaire interne de l'embryon secondaire.
d.. tampon du sac interne.
eb$_1$..... embryon primaire.
eb$_2$..... embryon secondaire.
ect..... ectoderme.
ect', *ect''*.... les deux feuillets cuticulaires de l'ectocyste.
ecta ou *ectab* ectoderme aboral.
ecto..... ectoderme oral.
osi..... orifice du sac interne.

Fig. 1. — *Bugula avicularia*. Coupe équatoriale d'un jeune embryon, montrant la différenciation du système glandulaire inférieur.

Fig. 2. — *Bugula calathus*. Coupe sagittale médiane d'un embryon.

Le sac interne est au début de sa formation. Le manteau et la partie centrale de l'ectoderme aboral qui donnera plus tard la calotte se distinguent nettement l'un de l'autre.

Fig. 3. — *Bugula calathus*. Coupe sagittale d'un embryon ayant presque atteint son complet développement.

Les deux systèmes glandulaires sont bien apparents. Le manteau n'est pas encore invaginé. L'épaississement mésodermique est ébauché.

Fig. 4. — *Cellaria fistulosa*. Coupe méridienne d'un tout jeune embryon.

L'endoderme forme une masse adhérente à l'ectoderme oral. La couronne est encore peu différenciée.

Fig. 5. — *Flustra securifrons*. Coupe méridienne d'un embryon montrant l'ectoderme oral invaginé et formant l'ébauche du sac interne.

Fig. 6. — *Caberea Borgi*. Coupe sagittale médiane d'un embryon à un des derniers stades de son développement.

Il présente presque la structure définitive de la larve.

Fig. 7. — *Lepralia Pallasiana*. Coupe sagittale médiane d'un embryon possédant ses caractères définifs.

Cette figure est intéressante en ce que l'embryon, qui n'a pas encore quitté la cavité d'incubation, présente cependant la couronne retournée et le manteau déplissé, comme dans la première phase de la métamorphose larvaire. L'épaississement mésodermique est réduit.

Fig. 8. — *Schizoporella sanguinea*. Coupe sagittale médiane d'un embryon ayant acquis sa structure définitive.

Fig. 9. — *Schizoporella sanguinea*. Quelques éléments endodermiques bourrés de granulations vitellines. — *Ob.* F; *oc*, 2.

Fig. 10. — *Membranipora Flemingii*. Coupe méridienne suivant un plan perpendiculaire au plan sagittal médian, dans un embryon à peu près complètement développé.

Le sac interne a une forme très irrégulière. L'épaississement ectodermique ne comprend qu'une couche cellulaire comme dans les embryons des formes *Escharines*. Le sillon palléal n'est pas encore formé.

Fig. 11. — *Microporella ciliata*. Coupe sagittale médiane d'un embryon à un des derniers stades du développement.

Le sac interne est cylindrique, l'épaississement de la calotte est plus important que dans les trois espèces précédentes.

Fig. 12. — *Microporella Malusii*. Coupe sagittale médiane d'un embryon, peu de temps avant sa mise en liberté.

Sur le trajet des faisceaux neuro-musculaires allant de l'organe nerveux central à l'organe piriforme, on reconnaît aisément quelques cellules ganglionnaires. Le sac interne a une forme simple, presque régulièrement cylindrique.

Fig. 13. — *Bowerbankia pustulosa*. L'embryon a dépassé le stade de 32 blastomères et à peine si les initiales endodermiques se différencient des autres éléments. Coupe méridienne. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 14. — *Bowerbankia pustulosa*. Coupe équatoriale montrant un très grand blastocœle, dans lequel les éléments endodermiques occupent une situation pariétale. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 15. — *Crisia denticulata*. Coupe sagittale d'une ovicelle renfermant deux embryons primaires et un assez grand nombre d'embryons secondaires. — *Ob.* A, *oc.* 4.

p, pores ; *va*, valvule.

Fig. 16. — *Crisia denticulata*. Coupe d'un embryon primaire.

Deux des lobes de cet embryon sont pourvus d'une cavité centrale et de deux couches cellulaires distinctes. L'étranglement qui doit les séparer du reste de l'embryon est assez marqué.

Fig. 17-20. — *Crisia denticulata*. Divers stades du développement de l'embryon secondaire. Coupes méridiennes.

Fig. 21. — *Diastopora suborbicularis*. Coupe méridienne d'un jeune embryon secondaire, dans lequel l'invagination du sac interne vient de se produire.

Fig. 22. — *Lichenopora hispida*. Coupe méridienne d'un embryon plus avancé dans son développement que le précédent.

Le sac interne, la couronne, l'épaississement de la calotte et l'épithélium palléal se sont différenciés aux dépens de la couche cellulaire externe. La couche cellulaire interne forme un revêtement continu à la cavité de l'embryon.

PLANCHE XI

Abréviations ayant la même signification dans plusieurs figures de cette planche :

b, collerette vésiculeuse supérieure.
b', collerette vésiculeuse inférieure.
fo, face ventrale ou orale.

Fig. 1-2-3. — *Bugula Sabatieri*. Larve libre observée sur le vivant.

Dans la figure 1, la larve est vue par la face antérieure ; dans la figure 2, par la face latérale, la face antérieure étant dirigée vers la gauche ; dans la figure 3, elle est observée par la face postérieure.

Fig. 4-5. — *Bugula turbinata*. Larve libre examinée sur le vivant.

La figure 4 représente la larve vue par la face latérale gauche ; la figure 5 la représente vue par la face dorsale, normalement par rapport à la calotte.

Fig. 6. — *Bugula neritina*. Larve libre vue de profil et sur le vivant. — *Ob.* A, *oc.* 4.

Fig. 7-8-9. — *Scrupocellaria scruposa*. Larve libre dessinée sur le vivant.

La figure 7 représente la larve vue par la face latérale gauche ; la figure 8, par la face dorsale, normalement à la calotte ; la figure 9, par la face ventrale ou orale.

Fig. 10-11. — *Cellaria fistulosa*. Larve libre observée sur le vivant. — *Ob.* A, *oc.* 4.

Dans la figure 10, la larve est vue de profil, tandis que dans la figure 11, elle est vue normalement à la calotte.

Fig. 12. — *Cellaria fistulosa*. Larve libre observée par la face latérale gauche, et sur le vivant. — *Ob.* A, *oc.* 4.

Fig. 13-14-15. — *Chorizopora Brongnartii*. Larve libre examinée sur le vivant.

La figure 13 représente la larve vue par sa face dorsale ou aborale ; la figure 14 la représente vue latéralement et par sa face gauche ; enfin, dans la figure 15, la larve est vue par la face ventrale ou orale.

Fig. 16-17. — *Schizoporella sanguinea*. Larve libre observée sur le vivant par sa face latérale gauche (fig. 16) et par sa face ventrale (fig. 17).— *Ob.* A, *oc.* 4.

zi, zone pigmentée inférieure ; *zs*, zone pigmentée supérieure.

Fig. 18-19. — *Bowerbankia pustulosa*. Larve libre dessinée sur le vivant.

La figure 18 représente la larve vue par sa face latérale gauche ; la figure 19 la représente vue par la face antérieure.

PLANCHE XII

Fig. 1. — *Bugula neritina*. Coupe sagittale, non exactement médiane, de la larve libre, passant par une des deux taches pigmentaires.

b, cellules de la collerette vésiculeuse supérieure ; *c*, épithélium palléal.

Fig. 2. — *Bugula neritina*. Coupe transversale de la larve libre passant par le centre des deux taches pigmentaires.

Fig. 3. — *Bugula neritina*. Portion d'une coupe transversale de la larve libre, montrant les relations des cellules coronales avec le plexus nerveux sous-ectodermique. — *Imm.*, *oc.* 4.

Les cellules de la couronne *(co)* émettent des prolongements profonds qui s'anastomosent et forment un réseau *(a)* dont les dernières mailles se confondent avec le plexus sous-ectodermique *(b)*.

Fig. 4. — *Bugula neritina*. Diverses formes des éléments libres renfermés dans la cavité générale de la larve.

Fig. 5. — *Bugula avicularia*. Coupe sagittale à peu près médiane de la larve libre.

c, épithélium palléal.
A l'intérieur du plexus sous-ectodermique, des cellules vésiculaires *(cv)* qui ne diffèrent pas des leucocytes vésiculaires du bryozoïde, forment une couche à peu près continue.

Fig. 6. — *Scrupocellaria scruposa*. Coupe sagittale médiane de la larve libre.

c, épithélium palléal.

Fig. 7. — *Cellaria fistulosa*. Coupe longitudinale oblique, parallèle à la face antérieure, dans la larve libre.

c, épithélium palléal.

Fig. 8. — *Cellaria fistulosa*. Coupe transversale de la larve libre passant par le système glandulaire inférieur.

Fig. 9. — *Cellaria fistulosa*. Cellules endodermiques de la cavité de la larve bourrées de granulations vitellines. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 10. — *Lepralia Pallasiana*. Coupe sagittale médiane de la larve libre.

c, épithélium palléal.
L'épaississement mésodermique, quoique moins développé que dans les formes *Cellularines*, est cependant différencié.

Fig. 11. — *Lepralia Pallasiana.* Portion de coupe transversale dans la larve libre, passant au niveau de la papille du plumet vibratile.

Cette figure montre les relations de l'épithélium cilié de la papille avec le plexus nerveux sous-jacent. Les deux systèmes glandulaires se voient complètement entourés par le feutrage fibrillo-cellulaire nerveux.

Fig. 12. — *Lepralia Pallasiana.* Coupe transversale de la larve libre passant au niveau du système glandulaire inférieur.

Fig. 13. — *Amathia semiconvoluta.* Coupe sagittale médiane de la larve libre.

Le sillon palléal, très réduit vers la région frontale de la larve, est très développé, au contraire, dans la région postérieure. Le sac interne ne possède pas de cavité et comprend une grosse masse granuleuse de dégénérescence.

Fig. 14. — *Amathia semiconvoluta.* Quelques éléments libres de la cavité générale de la larve. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Les éléments de la forme *a* ne diffèrent pas des leucocytes des bryozoïdes adultes ; ceux de la forme *b* sont bourrés de granulations vitellines. Ceux-ci representent les cellules endodermiques non encore différenciées ; les premiers sont des éléments mésodermiques.

Fig. 15. — *Bowerbankia pustulosa.* Coupe longitudinale, tangentielle par rapport à la face antérieure, dans la larve libre. — *Ob.* D, *oc.* 2, réduction aux 3/4.

La fossette supérieure et la fente ciliée se montrent très distinctement sur cette coupe L'épithélium de la partie profonde de la fente ciliée a déjà dégénéré et est représenté par une substance finement granuleuse. Parmi les éléments libres de la cavité générale, on reconnaît de nombreuses cellules vacuolaires (*cv*) qui ne diffèrent pas des leucocytes vésiculaires des bryozoïdes.

Fig. 16. — *Bowerbankia pustulosa.* Coupe transversale de la larve libre passant au niveau de la fente ciliée. — *Ob.* D, *oc.* 2, réduction aux 3/4.

Dans la région antérieure les cellules coronales sont encore assez distinctes et leurs relations avec le plexus nerveux sous-jacent, assez apparentes ; mais dans la région postérieure, ces cellules ont déjà dégénéré.

Fig. 17. — *Bowerbankia pustulosa*. Quelques éléments libres de la cavité générale de la larve. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Les éléments de la forme *a* représentent les cellules endodermiques non encore différenciées ; ceux de la forme *b* et *c* ne diffèrent pas des leucocytes vésiculaires du bryozoïde.

PLANCHE XIII

Fig. 1. — *Bugula neritina*. Coupe méridienne d'un cystide, trois heures après la fixation de la larve. — *Ob.* D, *oc.* 2, réduction de 1/2.

cv', cils vibratiles de la couronne, dégénérés.

Fig. 2. — *Bugula neritina*. — Portion d'une coupe transversale de la plaque adhésive, montrant la régénération de l'épithélium du sac interne. — *Ob.* F, *oc.* 2.

Fig. 3. — *Lepralia Pallasiana*. Coupe méridienne d'un cystide, deux heures après la fixation de la larve.

cv, cils vibratiles de la calotte ; cv_1, cils vibratiles de la couronne.

Fig. 4. — *Bugula avicularia*. Coupe sagittale d'un bourgeon terminal.

Le rudiment polypidien adhère à l'épiderme ; il est pourvu d'une cavité centrale, mais les deux couches ne sont pas encore différenciées. Rien, dans ce rudiment, ne rappelle une invagination de l'épiderme. De nombreux éléments mésenchymateux se dégagent de l'épiderme qui les a produits.

Fig. 5 et 6. — *Bugula neritina*. Coupes transversales d'un très jeune polypide.

Le pincement latéral de la double vésicule du rudiment polypidien est très apparent dans la fig. 5. Il est complet dans la fig. 6.

Fig. 7. — *Lepralia Pallasiana*. Coupe sagittale d'un blastozoïde terminal. — *Ob.* A. *oc.* 4.

Le rudiment polypidien, au stade massif, se trouve dans le voisinage de la cloison interzoéciale. Plusieurs éléments mésenchymateux se montrent en partie libres et en partie engagés dans l'épiderme qui les a produits.

Fig. 8 et 9. — *Lepralia Pallasiana*. Coupes montrant le mode de formation de la cloison interzoéciale.

Fig. 10. — *Eucratea Lafontii*. Coupe longitudinale d'un bourgeon.

La prolifération des cellules épidermiques est des plus nettes. Le rudiment polypidien est au stade de la double vésicule.

Fig. 11. — *Bowerbankia pustulosa*. Coupe d'un bourgeon et du stolon qui l'a produit.

La cavité du rudiment polypidien s'ébauche.

Fig. 12. — *Cellaria fistulosa* Rudiment polypidien dans un bryozoïde adulte dont le polypide a dégénéré. Coupe.

Le rudiment polypidien au stade massif est en contact avec le corps brun. Il est facile de voir, dans cette préparation, les éléments constitutifs du revêtement mésenchymateux du corps brun se différencier et entrer dans la constitution du massif.

Fig. 13. — *Amathia lendigera*. Coupe d'un jeune polypide régénéré, développé au contact des parois du bryozoïde.

Le jeune polypide est au stade de la double vésicule. Sa couche externe est continue avec les éléments mésenchymateux du réseau pariétal, mais l'ensemble est bien distinct de l'épiderme du bryozoïde.

Fig. 14. — *Bowerbankia pustulosa*. Coupe longitudinale d'un jeune blastozoïde.

Le polypide possède les ébauches de la plupart de ses organes ; l'œsophage ne communique pas encore avec l'estomac. La région sus-diaphragmatique de la gaine tentaculaire est en contact avec l'épiderme du cystide, mais elle en est cependant très distincte, et, dans tous les cas, l'épiderme ne montre aucun signe d'invagination.

Fig. 15. — *Bugula turbinata*. Portion d'une coupe longitudinale de bryozoïde adulte possédant un jeune polypide régénéré.

Le polypide régénéré est au stade de la double vésicule. Il est encore en contact avec le tissu mésenchymateux qui recouvre le corps brun et qui lui a donné naissance.

Fig. 16. — *Cellepora avicularis*. Portion d'une coupe longitudinale de bryozoïde adulte, montrant un tout jeune rudiment polypidien sous-operculaire.

Le massif cellulaire du polypide régénéré est au début de sa formation. Il est indépendant de l'épiderme et du tissu mésenchymateux qui recouvre le corps brun suspendu par la gaine tentaculaire à l'orifice zoécial. De nombreux éléments mésenchymateux se montrent, cependant, dans son voisinage, et quelques-uns n'entrent qu'en partie dans sa constitution.

Fig 17. — *Flustra securifrons*. Coupe d'un rudiment massif de polypide régénéré, faisant partie du réseau mésenchymateux.

Cette figure est une des plus éloquentes pour montrer l'origine essentiellement mésenchymateuse du polypide régénéré. Le massif polypidien est éloigné des parois du bryozoïde et à quelque distance du corps brun.

Fig. 18. — *Cellaria fistulosa*. Coupe du jeune polypide régénéré au stade de la double vésicule.

Le rudiment polypidien est situé au-dessus de l'opercule. Il est indépendant de l'épiderme et se trouve suspendu au réseau mésenchymateux pariétal par sa couche cellulaire externe.

Fig. 19. — *Cellaria fistulosa*. Coupe transversale d'un polypide régénéré.

Le polypide, dont tous les organes sont ébauchés, est encore réuni au tissu mésenchymateux qui entoure le corps brun.

Fig. 20. — *Lepralia foliacea*. Portion d'une coupe sagittale dans la région subterminale de la colonie. — *Ob.* A, *oc.* 2.

Dans le bryozoïde supérieur, l'orifice zoécial n'est pas encore formé et la gaine tentaculaire se trouve réunie à l'épiderme operculaire par un cordon cellulaire aux dépens duquel se développent les régions diaphragmatique et sus-diaphragmatique de la gaine. La paroi frontale du bryozoïde inférieur porte un bourgeon avicularien.

Fig. 21. — *Amathia lendigera*. Coupe transversale d'un jeune polypide régénéré.

Cette figure montre l'ébauche des tentacules et la réunion du diverticule intestinal au corps brun par un gros cordon mésenchymateux.

Fig. 22. — *Pherusa tubulosa*. Portion d'une coupe sagittale d'un jeune bryozoïde, montrant la formation de l'orifice zoécial.

Fig. 23. — *Lepralia Pallasiana*. Portion d'une coupe dans le cæcum stomacal d'un polypide en voie d'englober le corps brun.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

AVANT-PROPOS IX

INTRODUCTION 11

TECHNIQUE 14

TERMINOLOGIE 17

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE MONOGRAPHIQUE DE LA *BUGULA SABATIERI*
L. CALVET, 1900

CHAPITRE PREMIER. — MORPHOLOGIE EXTERNE. — RÉVISION SYSTÉMATIQUE DE QUELQUES ESPÈCES DU GENRE *Bugula* . . 18

CHAPITRE II. — STRUCTURE DU BRYOZOÏDE ADULTE 28

I. Système tégumentaire 28

II. Polypide 32

a) Région tentaculaire 33

b) Région du lophophore 38

c) Région digestive proprement dite 40

d) Musculature 45

III. Contenu de la cavité générale 46

CHAPITRE III. — STRUCTURE DE L'AVICULAIRE 49

I. Système tégumentaire 50

II. Organe cilié 54

Pages

CHAPITRE IV. — Structure de l'ovicelle 56

I. Vésicule supérieure ou casque 58

II. Vésicule inférieure. 59

CHAPITRE V. — Appareils physiologiques. — Nutrition. . 62

I. Appareil digestif 62

II. Appareil circulatoire 67

III. Appareil respiratoire 69

IV. Excrétion 70

CHAPITRE VI. — Appareil reproducteur. — Reproduction sexuée 74

I. Ovogenèse. 74

II. Spermatogenèse 76

III. Fécondation 81

IV. Développement embryonnaire. 82

V. Mise en liberté de la larve. 89

VI. Morphologie externe de la larve 89

VII. Morphologie interne de la larve. — Structure histologique. 91

VIII. Métamorphose 104

IX. Origine et développement des parois oozoéciales. 113

X. Origine et développement du polypide 115

XI. Origine du tissu mésenchymateux et des leucocytes. — Nature et origine du corps brun. . . 117

CHAPITRE VII. — Reproduction par bourgeonnement . . . 123

CHAPITRE VIII. — Dégénérescence et régénération. — Pseudostatoblastes. 134

I. Dégénérescence 134

II. Régénération 137

III. Pseudostatoblastes. 137

CHAPITRE IX. — Développement du polypide 139

CHAPITRE X. — Système nerveux 146

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE COMPARÉE DES *BRYOZOAIRES ECTOPROCTES* MARINS

Pages

CHAPITRE PREMIER. — Nomenclature des espèces étudiées. 149

CHAPITRE II. — Considérations générales sur la morphologie externe des ectoproctes marins. 152

CHAPITRE III. — Système tégumentaire du bryozoïde adulte. 163

CHAPITRE IV. — Polypide 178

I. Signification du terme : *polypide* 178
II. Tentacules 182
III. Organe intertentaculaire. 193
IV. Gaine tentaculaire. 196
V. Région pharyngienne. 214
VI. Région digestive proprement dite. 219

CHAPITRE V. — Cavité générale et son contenu 235

CHAPITRE VI. — Stolon 248

CHAPITRE VII.— Aviculaires et vibraculaires. 251

CHAPITRE VIII. — Cavités d'incubation : *Oécies, ovicelles*, etc. 259

CHAPITRE IX. — Appareils physiologiques. — Nutrition . 273

I. Dévagination et invagination du polypide. . . . 273
II. Digestion 279
III. Circulation 283
IV. Respiration. 284
V. Excrétion 285

CHAPITRE X. — Reproduction sexuée 292

I. Ovogenèse. 293
II. Spermatogenèse 300
III. Fécondation 313

CHAPITRE X (*suite*). Pages

IV. Développement embryonnaire 319

a) Chéilostomes et Cténostomes 319

b) Cyclostomes 334

V. Eclosion de larves 342

VI. Morphologie externe de quelques larves. . . . 343

VII. Structure anatomique de la larve. 351

VIII. Métamorphose de la larve. Formation de l'oozoïde. 367

CHAPITRE XI. — Bourgeonnement 389

I. Formation du bourgeon et origine du polypide. . 389

II. Développement du système tégumentaire. . . . 399

III. Développement du polypide 399

IV. Origine et formation du tissu mésenchymateux et des leucocytes. 409

V. Bourgeonnement du stolon 411

VI. Bourgeonnement avicularien 412

VII. Développement de la cavité d'incubation. . . . 413

CHAPITRE XII. — Dégénérescence et régénération . . . 417

I. Dégénérescence 417

II. Régénération 420

III. Expulsion du corps brun. 422

IV. Causes de la dégénérescence 423

CHAPITRE XIII. — Système nerveux. 426

CHAPITRE XIV. — Considérations générales sur l'organisation des ectoproctes marins. 428

I. Polymorphisme colonial 428

II. Relations des tissus du bryozoïde avec les feuillets embryonnaires. 431

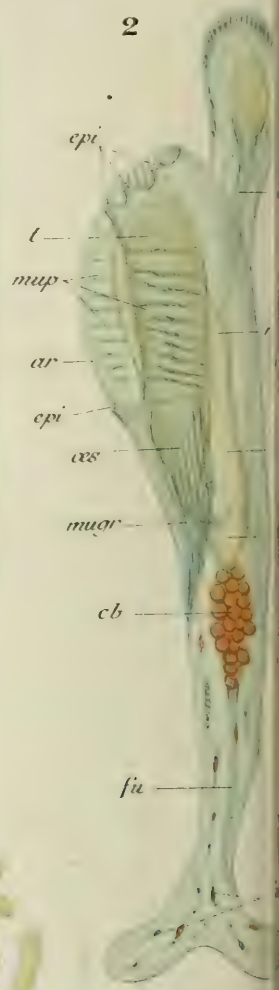
RÉSUMÉ GÉNÉRAL. 435

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE. 449

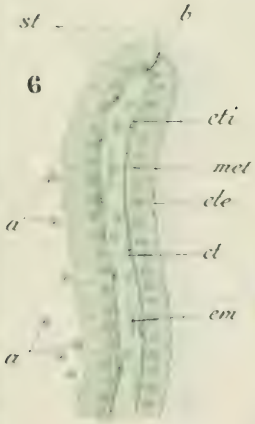
EXPLICATION DES PLANCHES 455

1

2

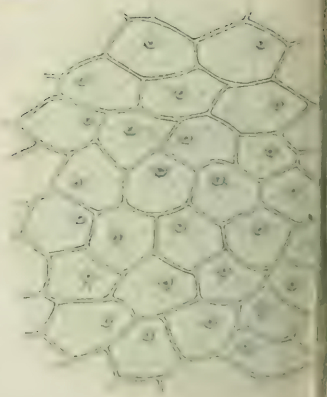

epi
t
mup
ar
epi
cvs
mugr
cb
fu

6


st
b
cti
met
cle
a
cl
em
a

t
gt
an
ar
mugr
epi
mup
cvc
cst
py

5



3

oz
t
epi
t
gt
ψ
re
cc
mugr
œs
est
ca
em
cœc
ova
sp
fu

4

re
pg
gn
œs
mugr
est
ova
cœc
sp
l
cb
pst
fu
em
l
eb

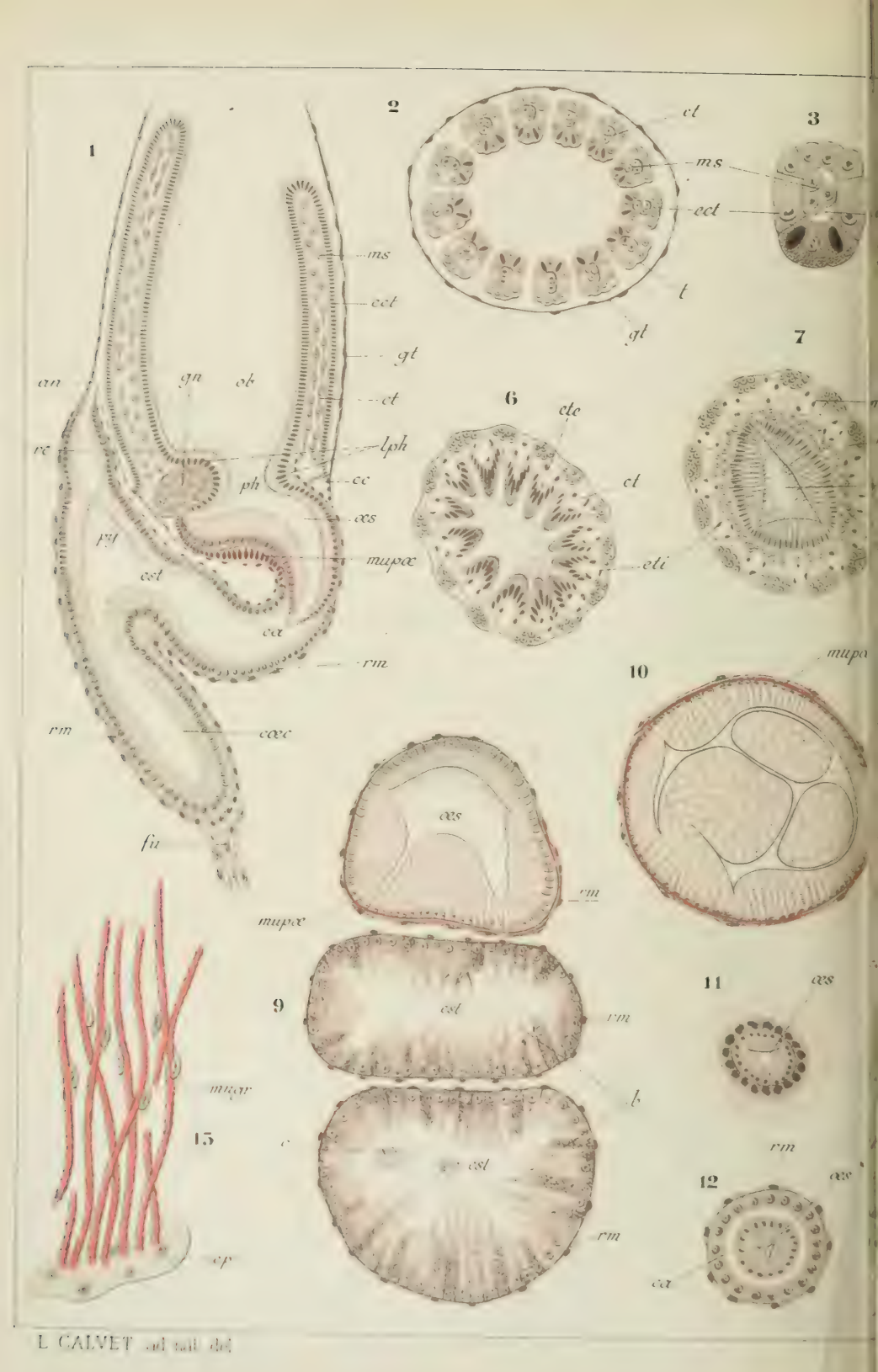
8

oz
em
t
w
mupv
mup
gt

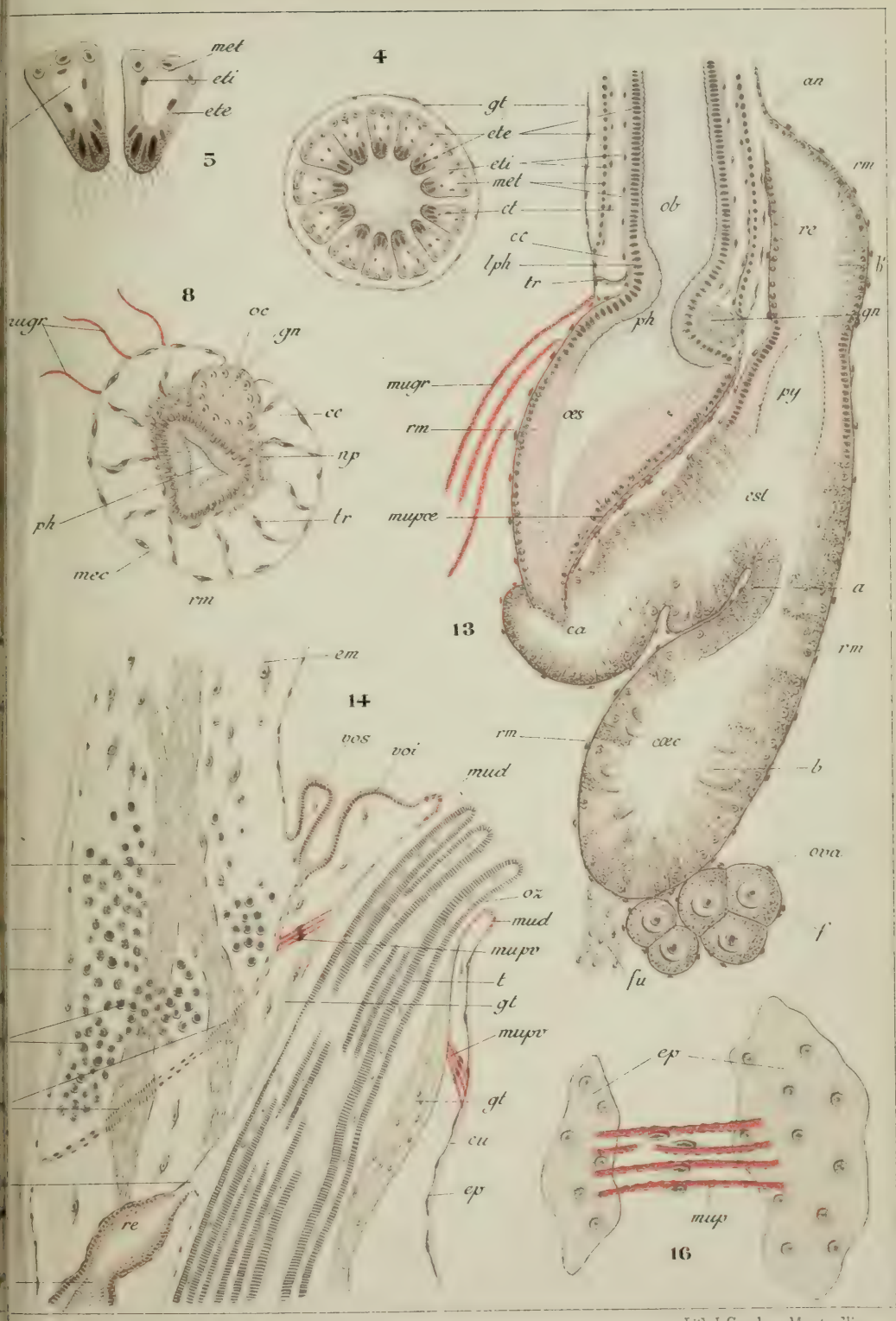
9

rp
ep
rp
gt
est
est

Lith. Combes Montpellier



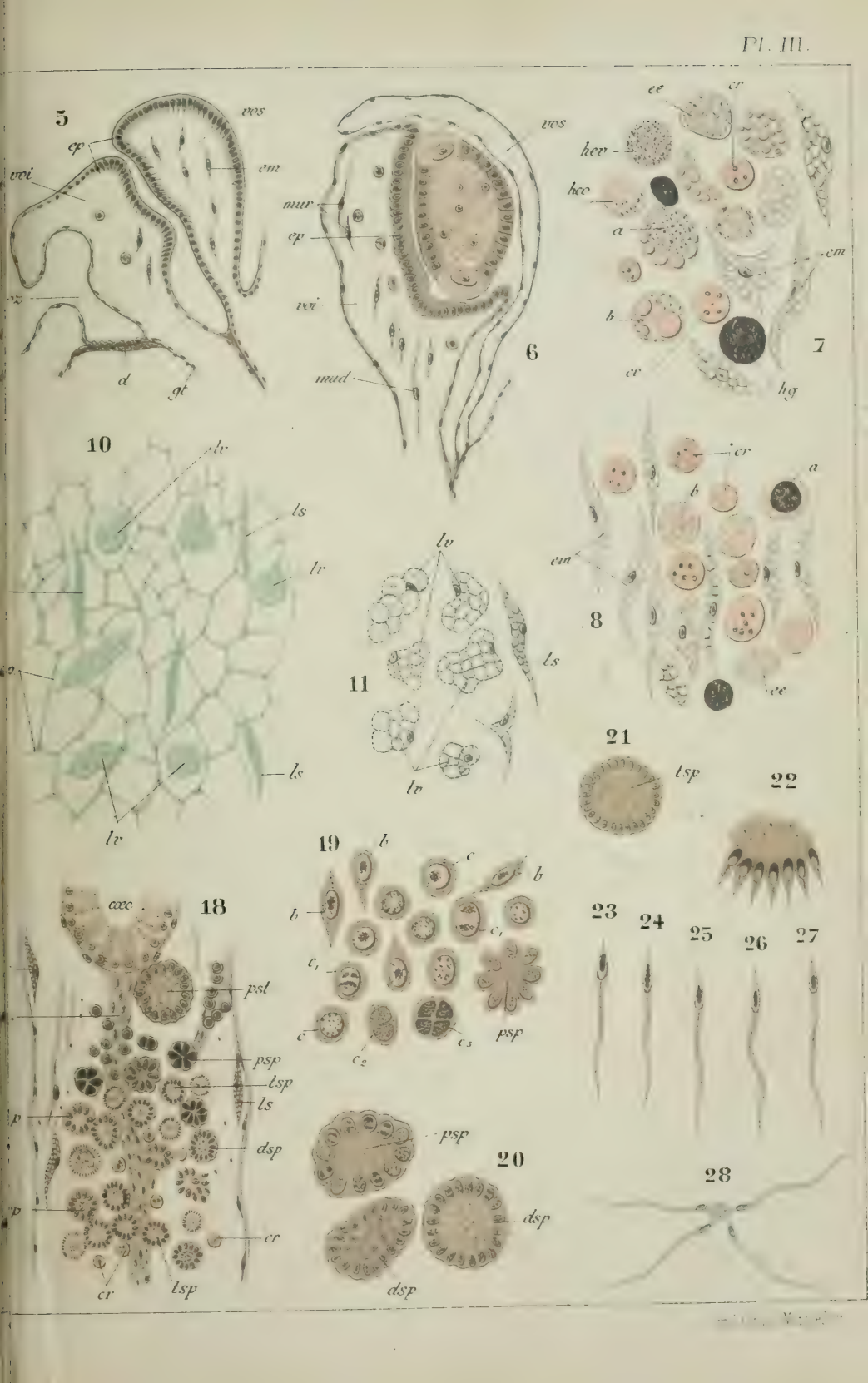
L CALVET ad nat. del.

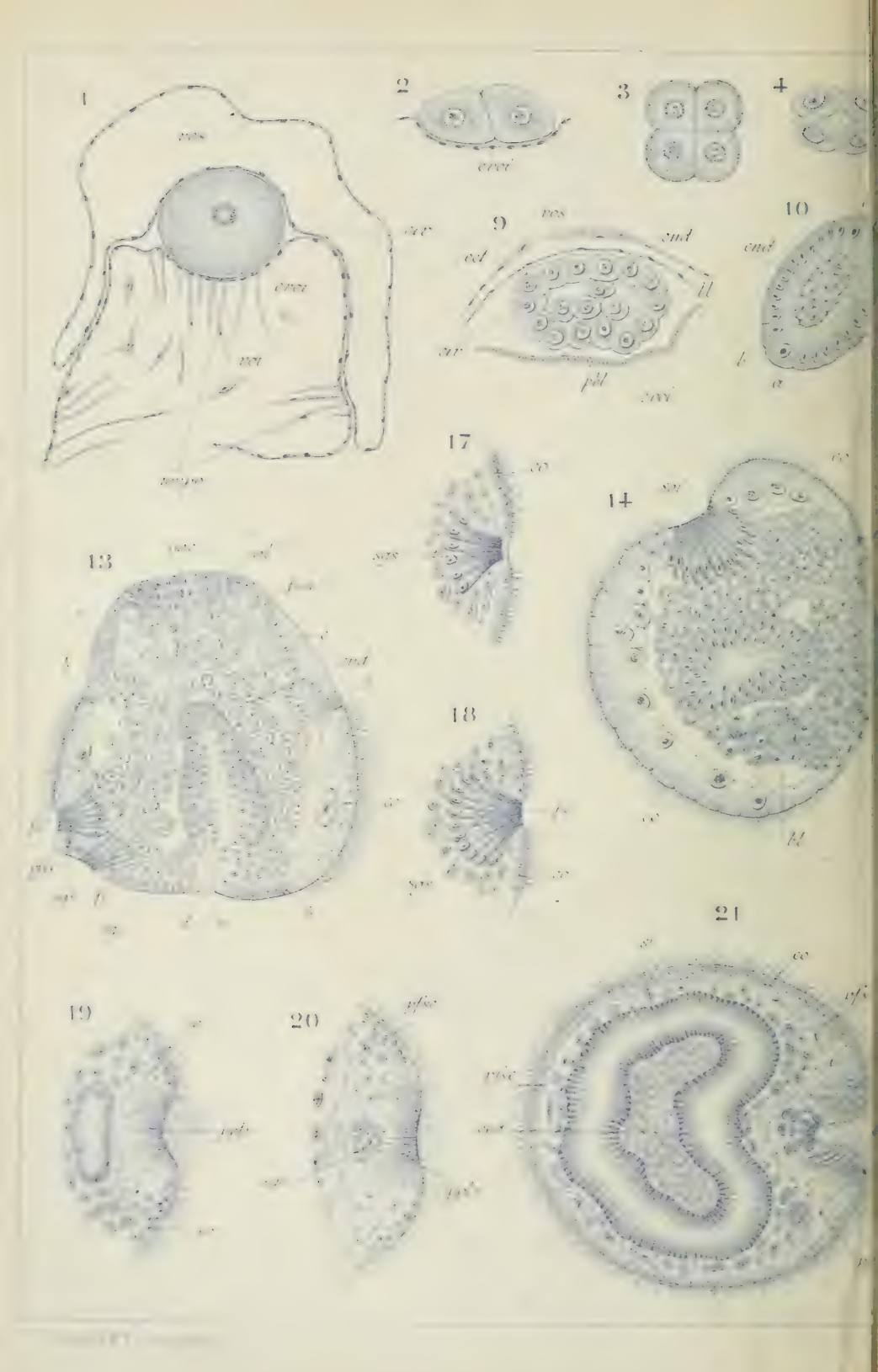


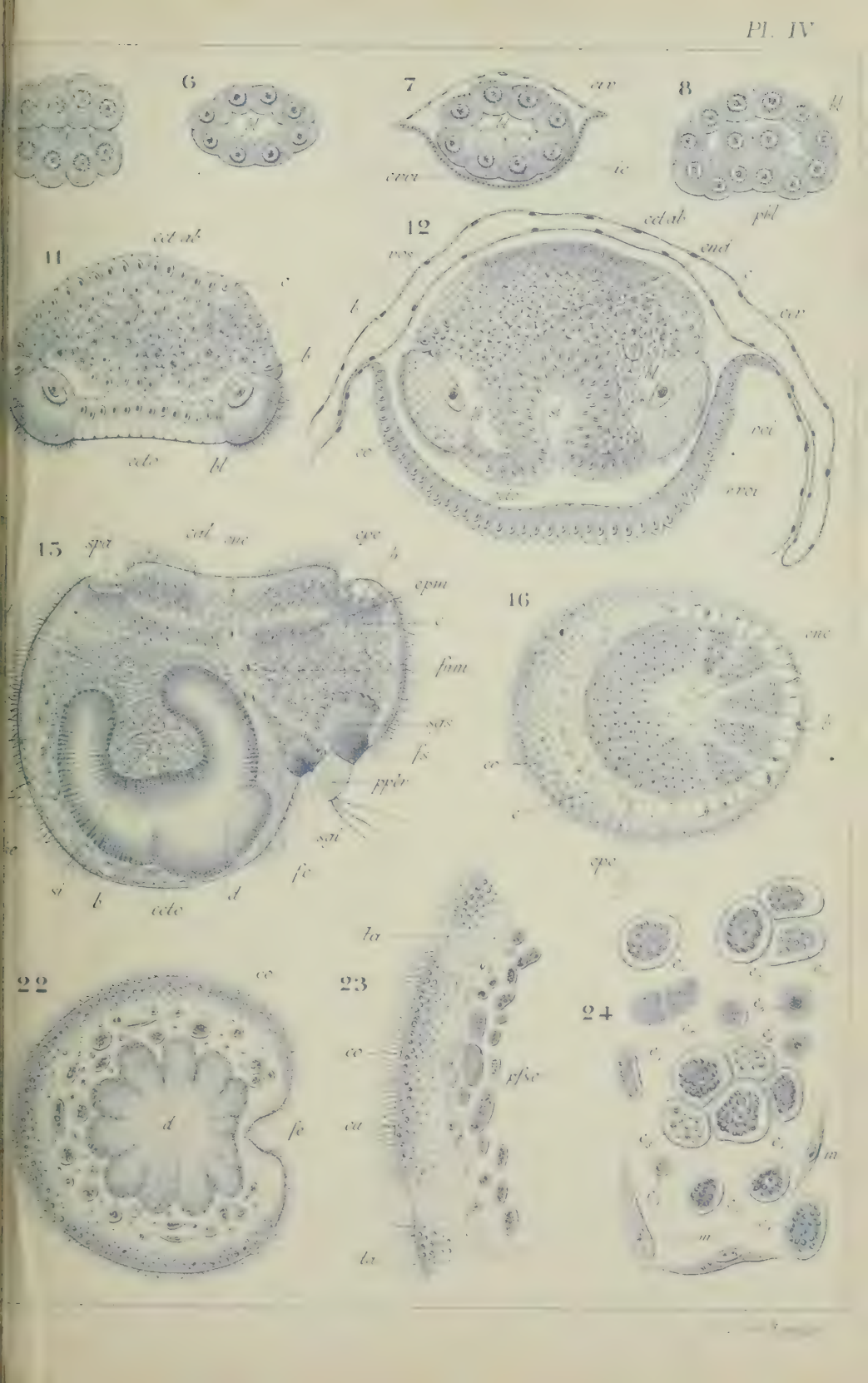
Lith. L. Combes, Montpellier.

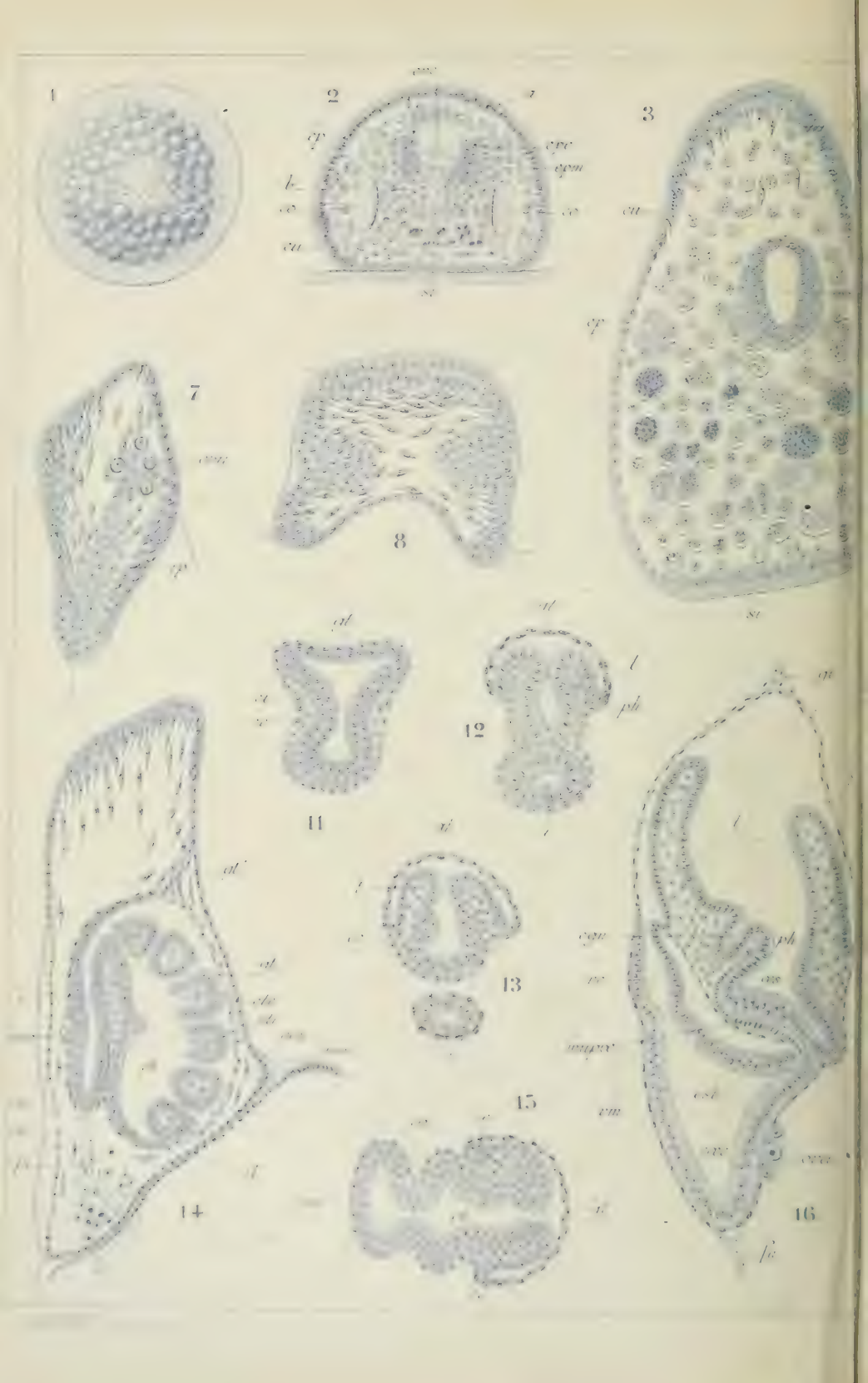
1
rp
cp
cm
2
cp
rp
3
pa
md
muad
cmd
cp
4
l
pa
muab
9
13
cac
rmp
ovu
fuc
14
rmp
cac
rm
ovu
f
ovu
fuc
cp
ova
12
ph
a
lr
lr
ph
16
ovu
rmp
f
15
rmp
ovu
17
c
b
a
a

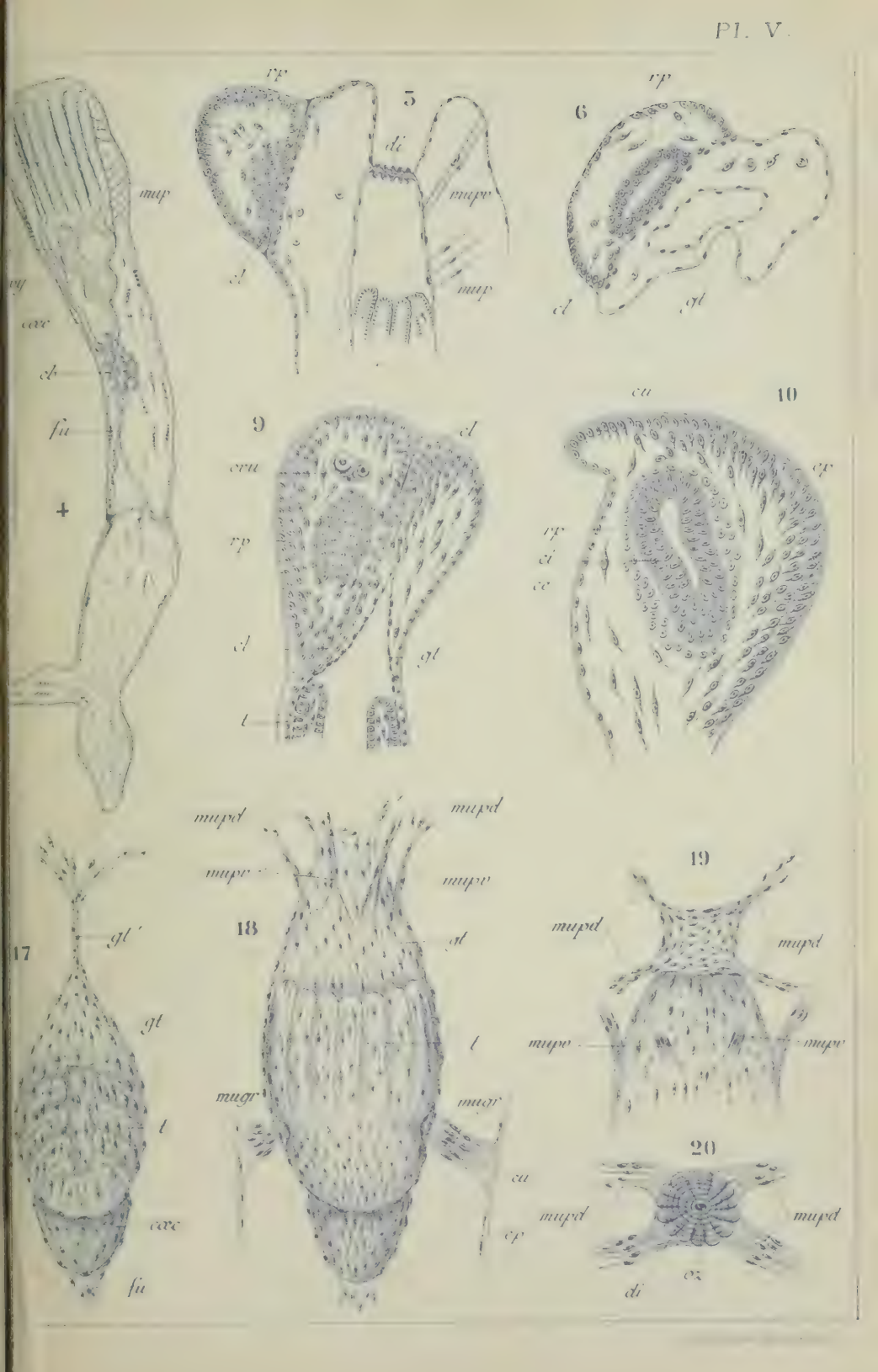
L. LALVET

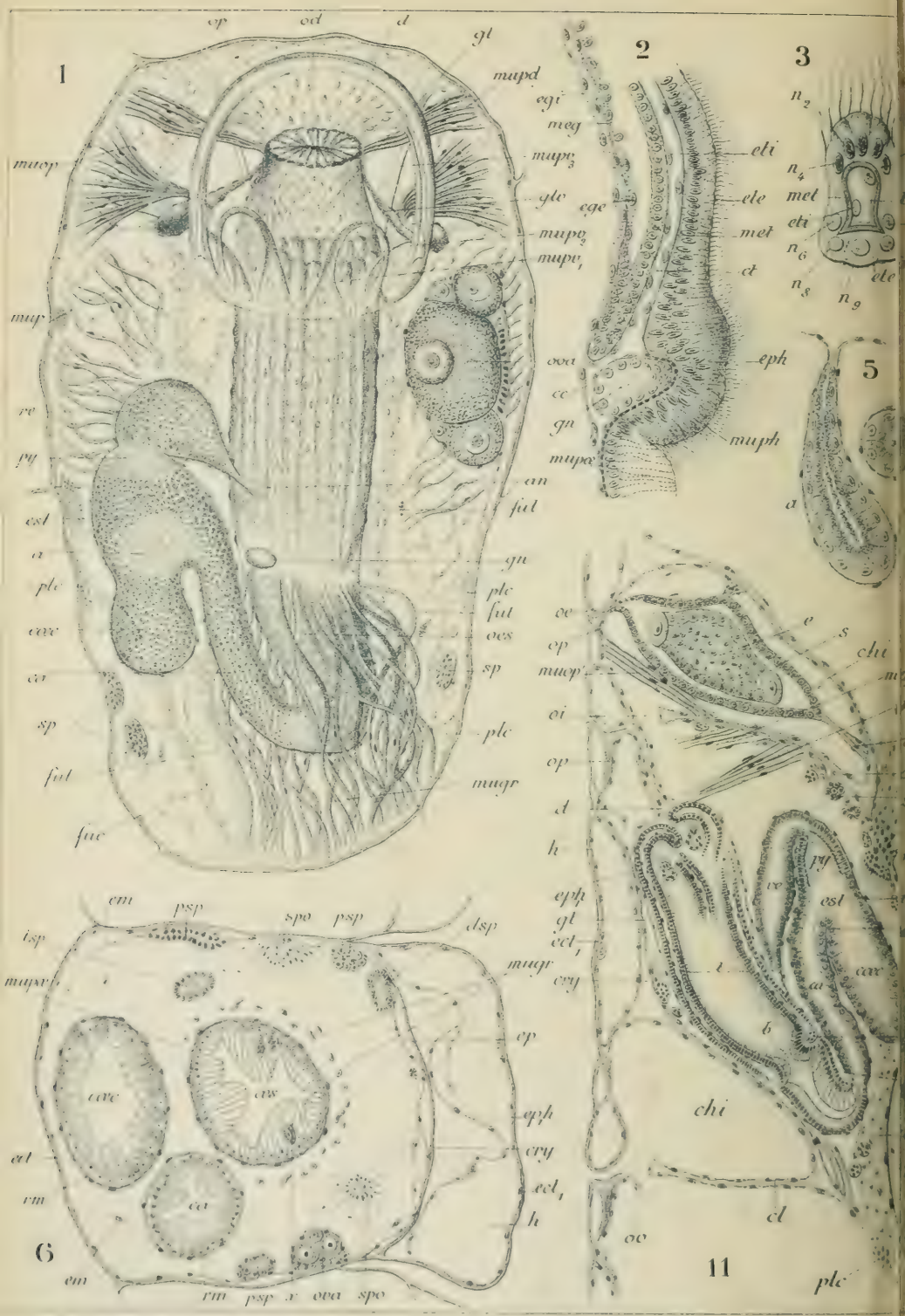

5
vos
ep
em
vvi
vz
d
gt
6
vos
mur
ep
vvi
mud
7
ee
cr
hev
hce
a
em
b
cr
hg
8
cr
a
b
em
ee
10
lv
ls
lv
ls
lv
11
lv
ls
lv
21
tsp
22
18
cxc
psl
psp
lsp
ls
dsp
cr
cr
tsp
19
b
c
b
b
c1
c1
c
c2
c3
psp
20
psp
dsp
dsp
23
24
25
26
27
28


1
2
3
4
9
10
13
14
17
18
19
20
21

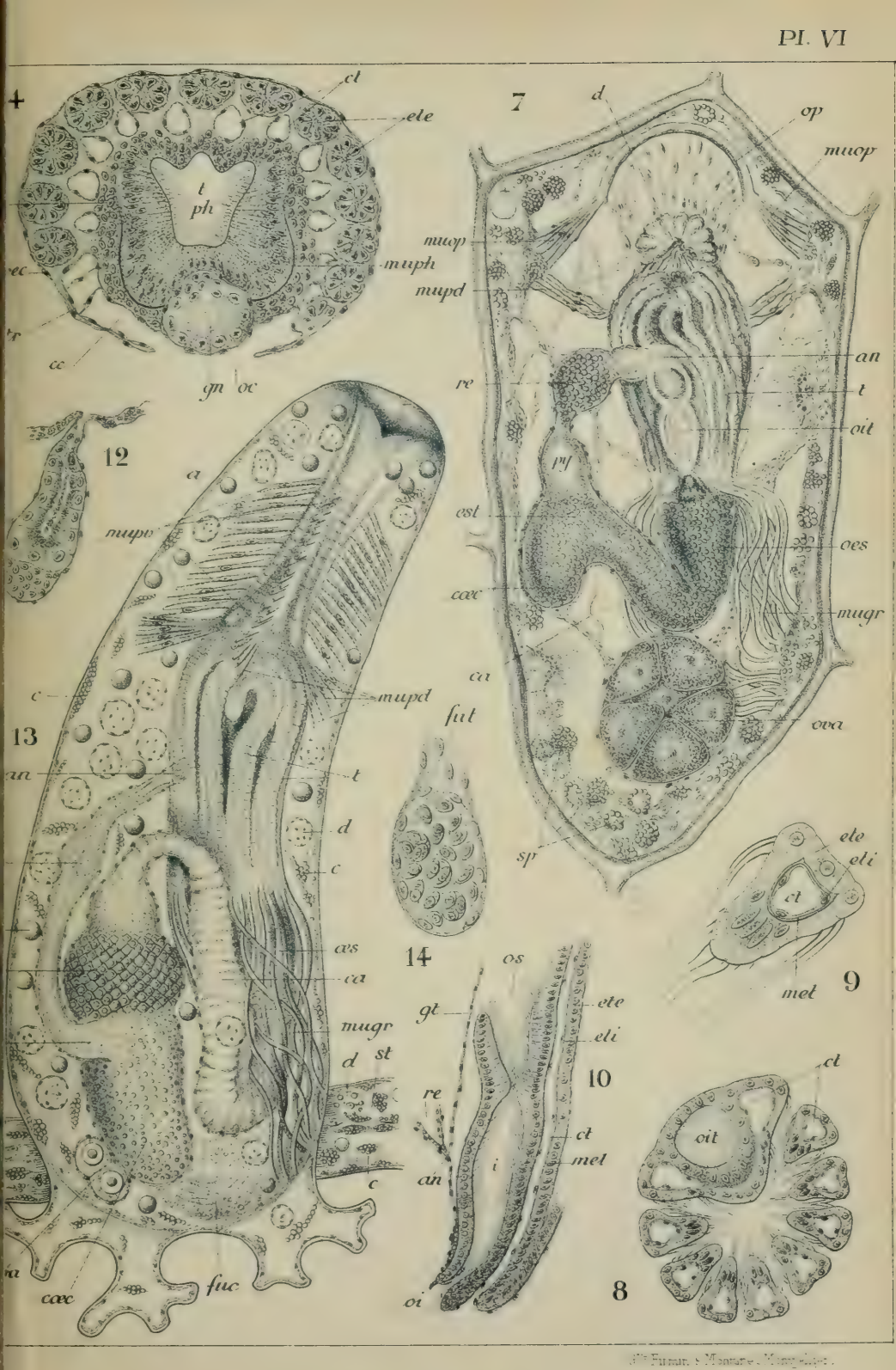

6
7
8
11
12
15
16
22
23
24
ect ab
ect ab
end
c
b
bl
ec
ecto
ecto
cvr
vcs
vci
crvi
cvr
ic
ll
ptd
spi
cal
mc
cpc
b
epm
c
fim
sos
fs
ppb
sgi
fc
si
b
ecto
d
cnc
b
ec
c
cpc
ta
ec
ec
ou
ppsc
ta
d
fc
m
m


1
2
3
7
8
11
12
13
14
15
16

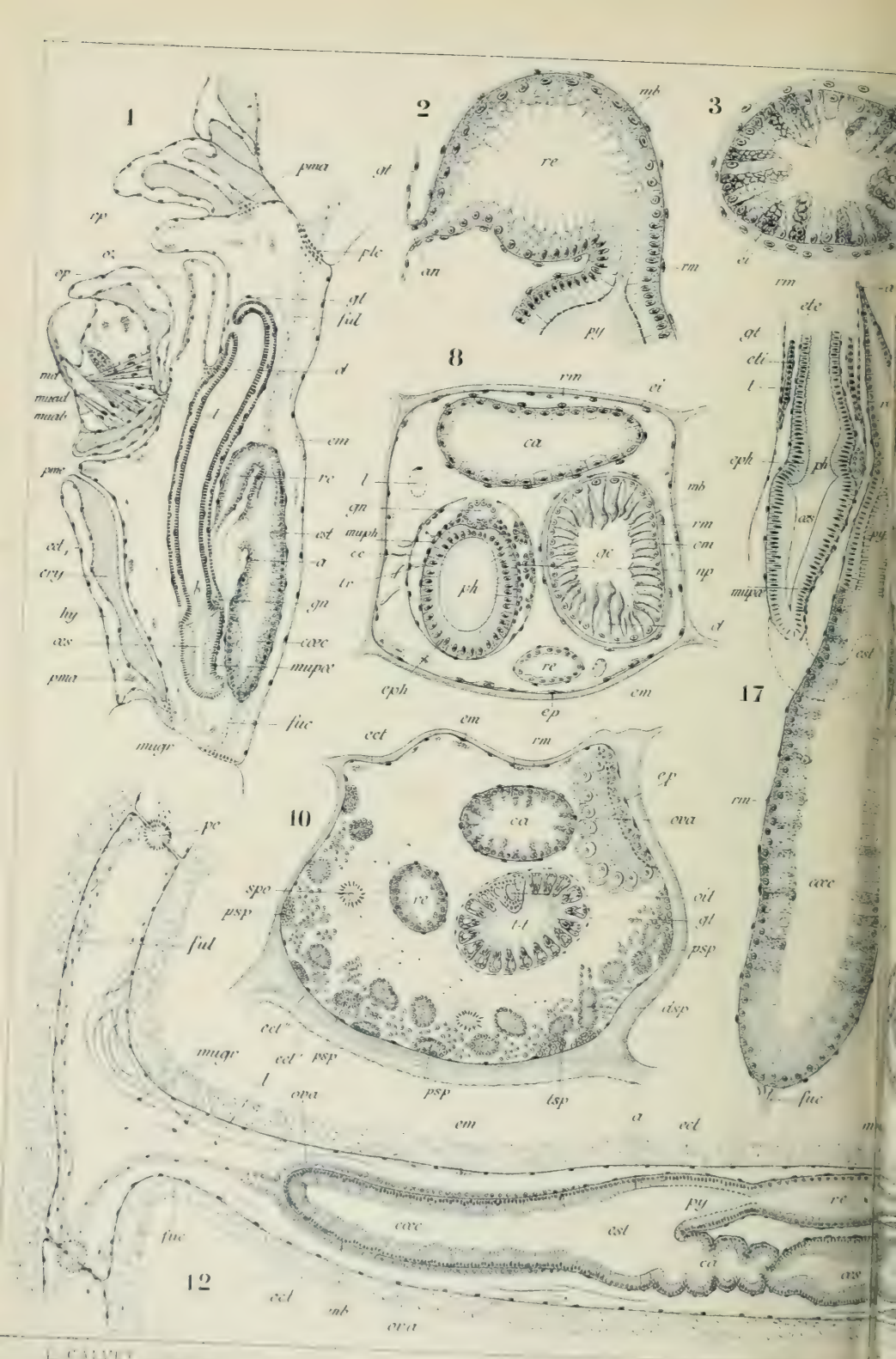

mup
cavc
fu
rp
5
di
mupv
cl
mup
6
rp
cl
gt
9
cl
cru
rp
cl
gt
t
cu
10
cx
rx
ci
cc
17
gt
gt
t
cavc
fu
mupd
mupv
18
gt
t
mugr
mugr
cu
cp
19
mupd
mupd
mupv
mupv
20
mupd
mupd
cx
di


1
2
3
5
6
11
op
od
d
gl
mupd
eqi
meq
mupv3
glo
eqe
mupv2
mupv1
muop
mup
re
pq
est
a
plc
cav
co
sp
fut
fuc
an
fut
gn
plc
fut
ocs
sp
plc
mugr
em
psp
spo
psp
dsp
isp
mupv
cavc
cavw
co
ep
eph
cry
ect1
h
ect
vm
em
vm
psp
x
ova
spo
eti
ele
met
ct
eph
muph
ova
cc
gn
mupv
n2
n4
met
eti
n6
n8
n9
ele
a
oc
ep
muop
oi
op
d
h
eph
gl
ect1
mugr
cry
oc
e
s
chi
pq
est
cav
a
b
chi
cl
oc
plc

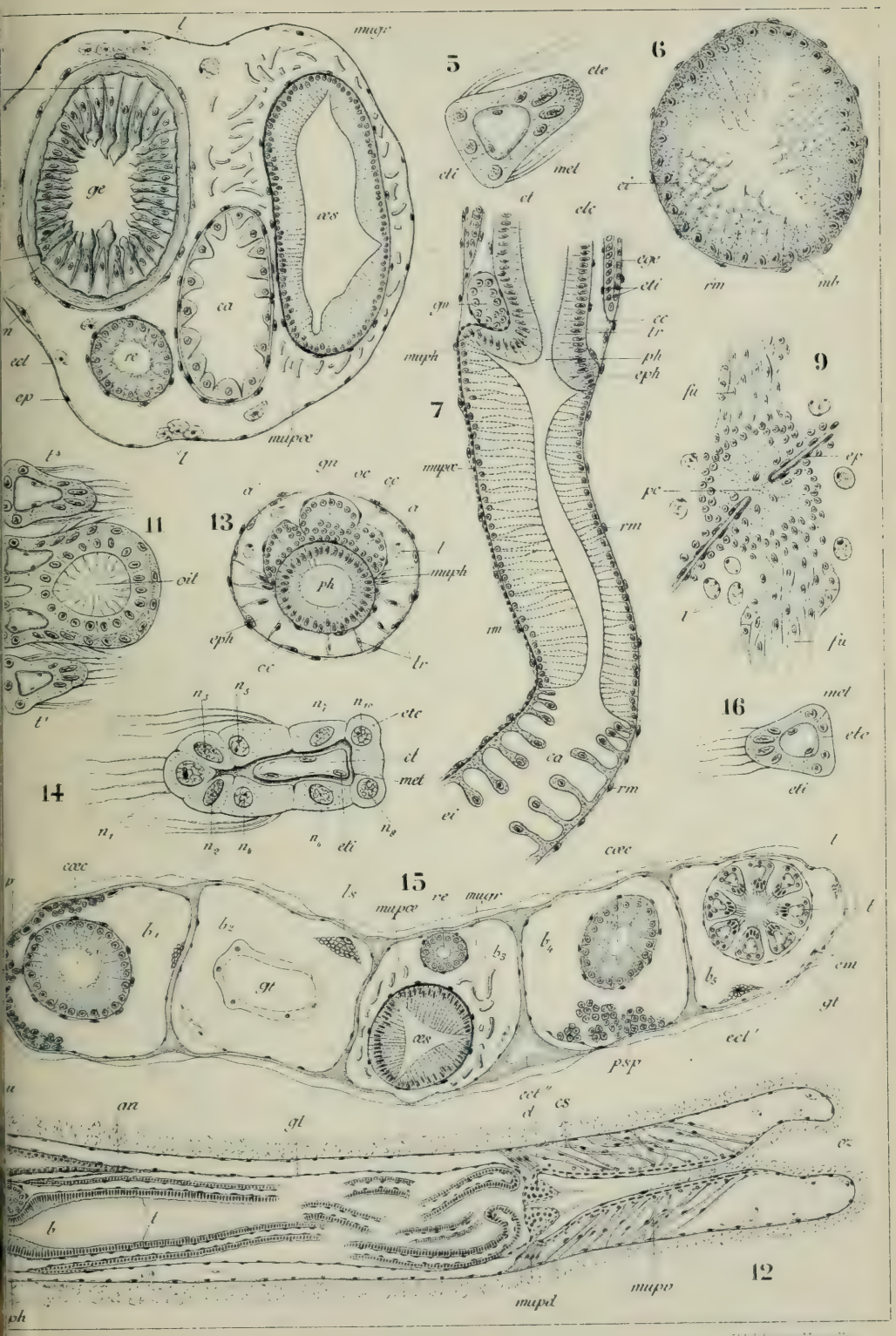
L. CALVET

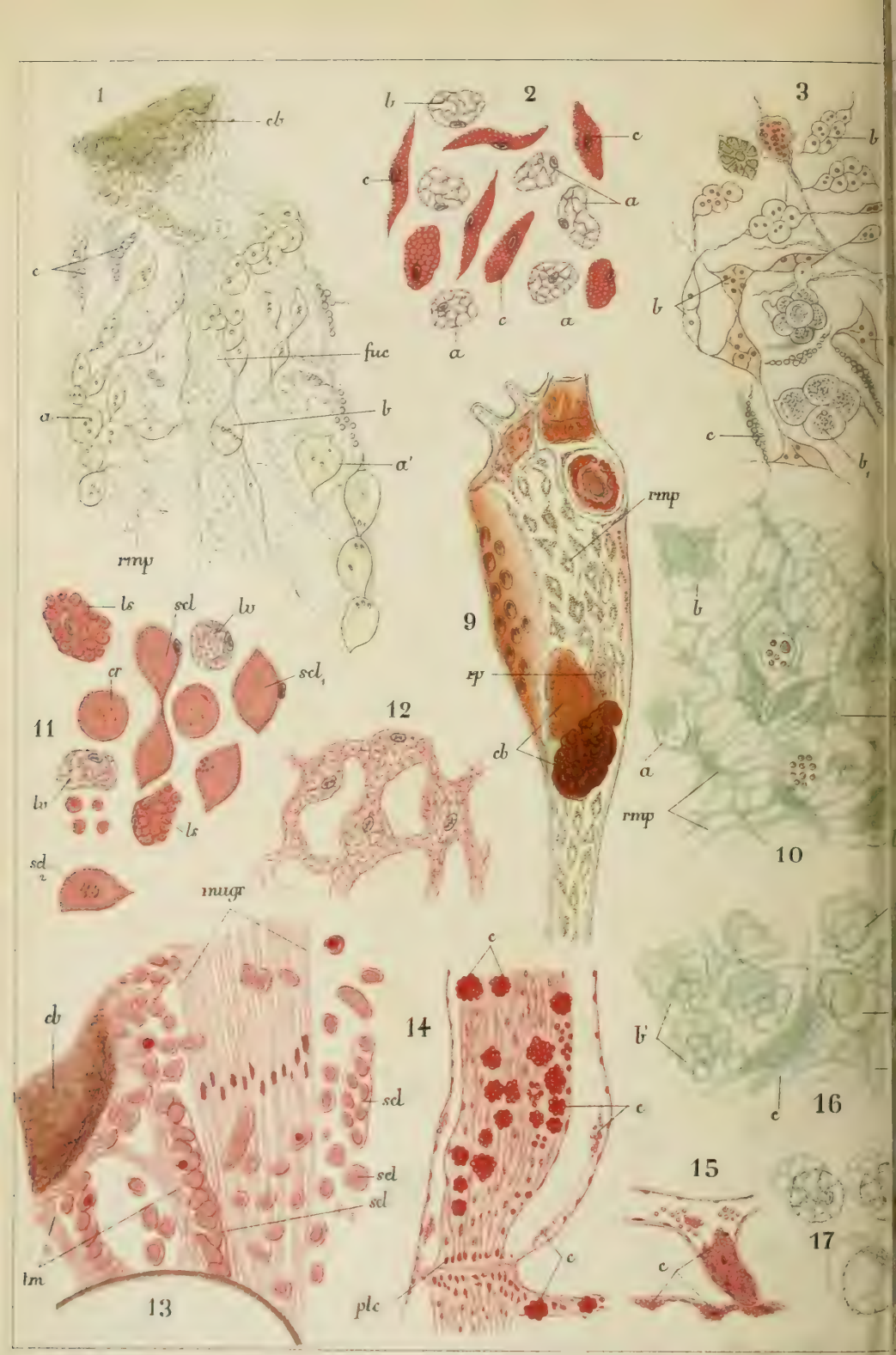


Imp. Furne, Jouvet et Cie, Paris.

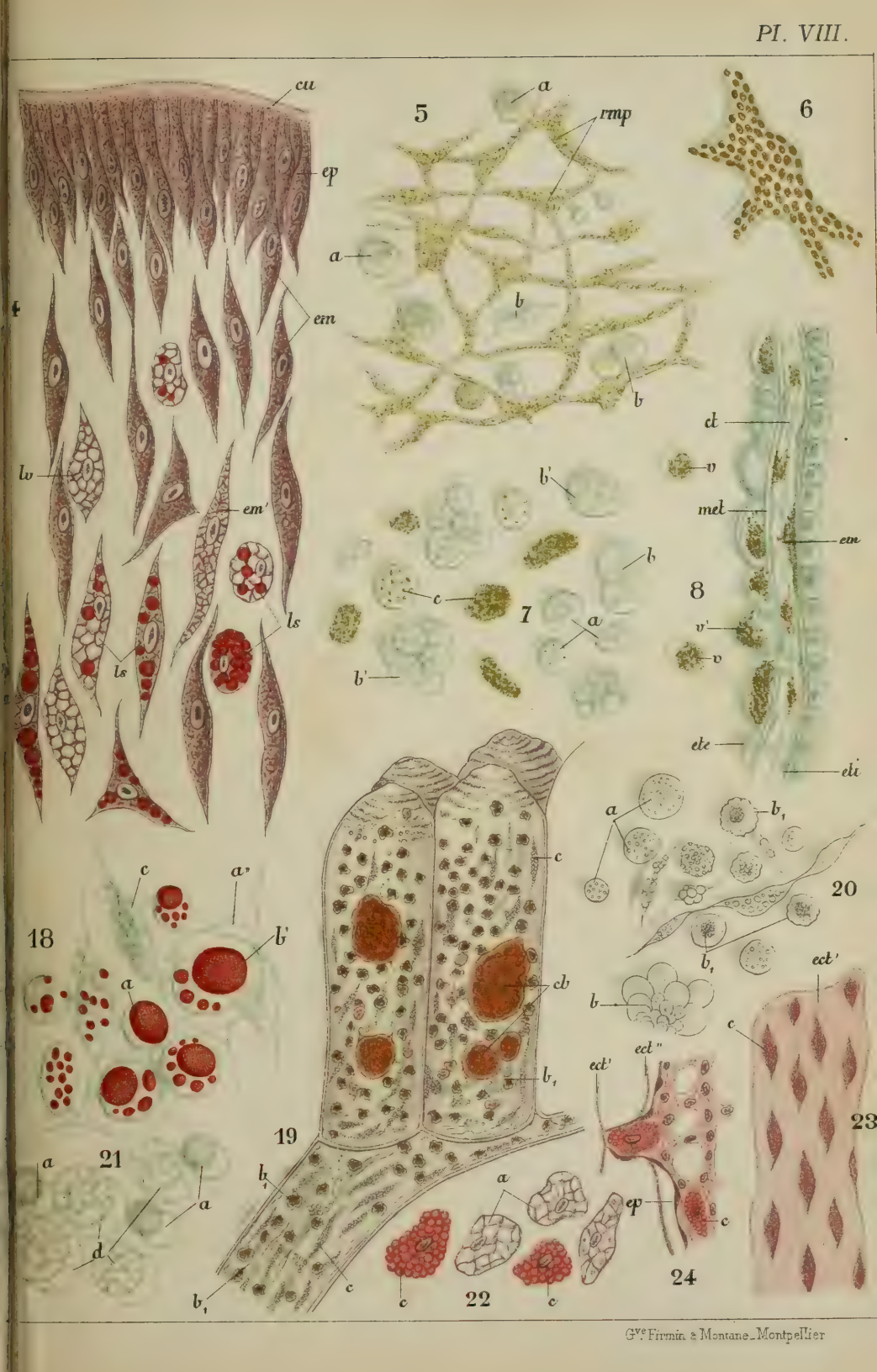

1
2
3
8
10
12
17
pma
gt
rp
ec
op
plc
gl
ful
d
nd
musd
musb
l
em
pmc
re
est
a
ect
cry
gn
hy
axs
coxc
pma
muqx
fuc
mb
re
an
rm
py
ei
rm
dc
gt
cti
l
cph
ph
las
muqx
est
ca
rm
ei
l
gn
muph
cc
tr
ph
gc
mb
rm
em
np
d
re
cph
em
ep
em
ect
rm
ca
ef
eva
re
t-t
cil
gl
psp
dsp
ect
muqx
ect
psp
l
opa
psp
lsp
em
a
ect
fuc
coxc
est
py
re
ca
axs
ecl
mb
eva
fuc

L. CALVET

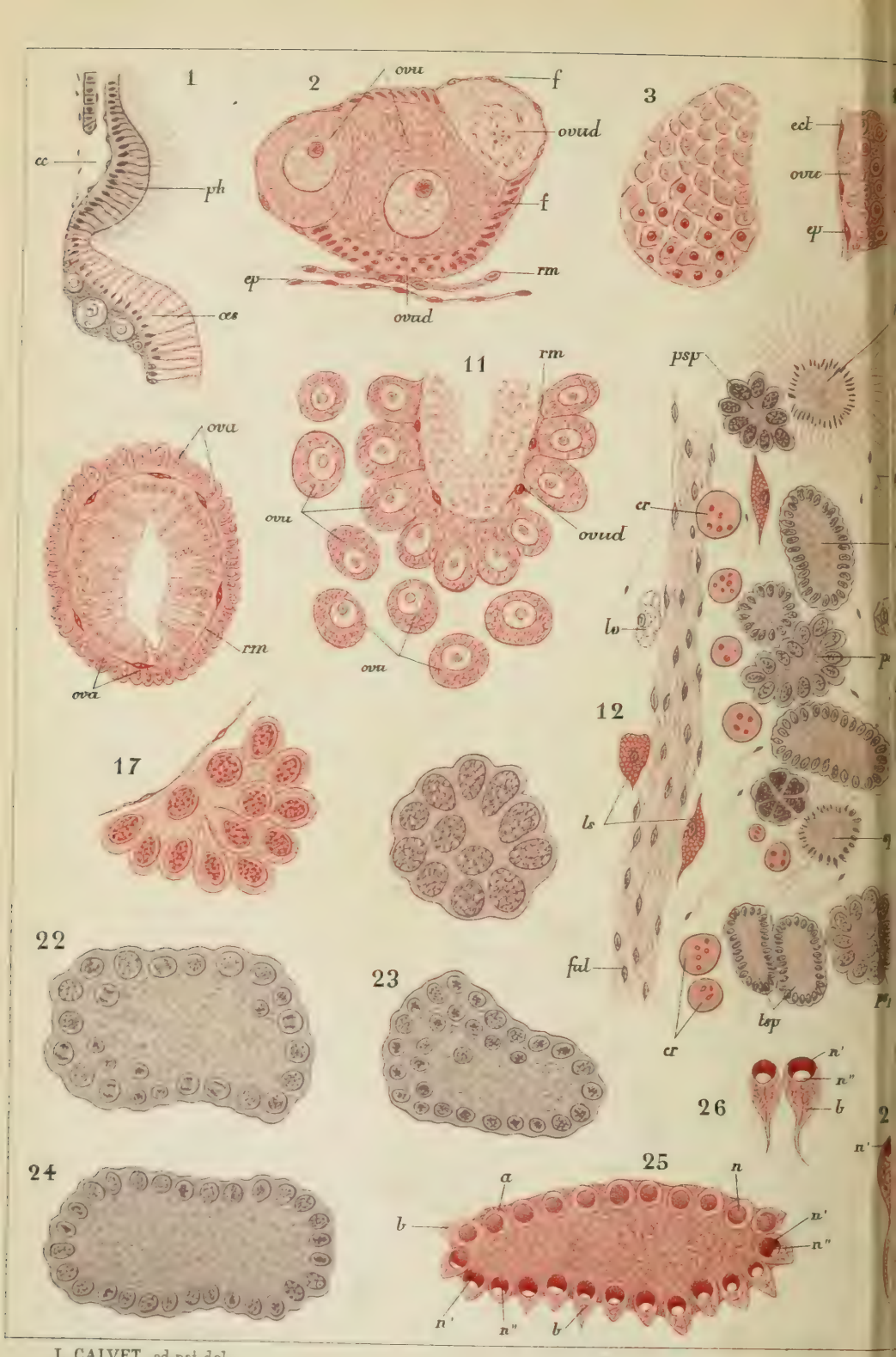

5
6
7
9
11
12
13
14
15
16
ge
ca
re
ax
mugr
mupv
mupd
mupv
mupd
mupv
mupd
ct
cte
cti
met
ci
rm
mb
cox
cc
tr
ph
cph
gn
fu
ex
pc
oit
oc
ei
ls
re
gt
b1
b2
b3
b4
b5
psp
ecl'
ecl''
cs
an
cx
cm
cavc
t
l
ph



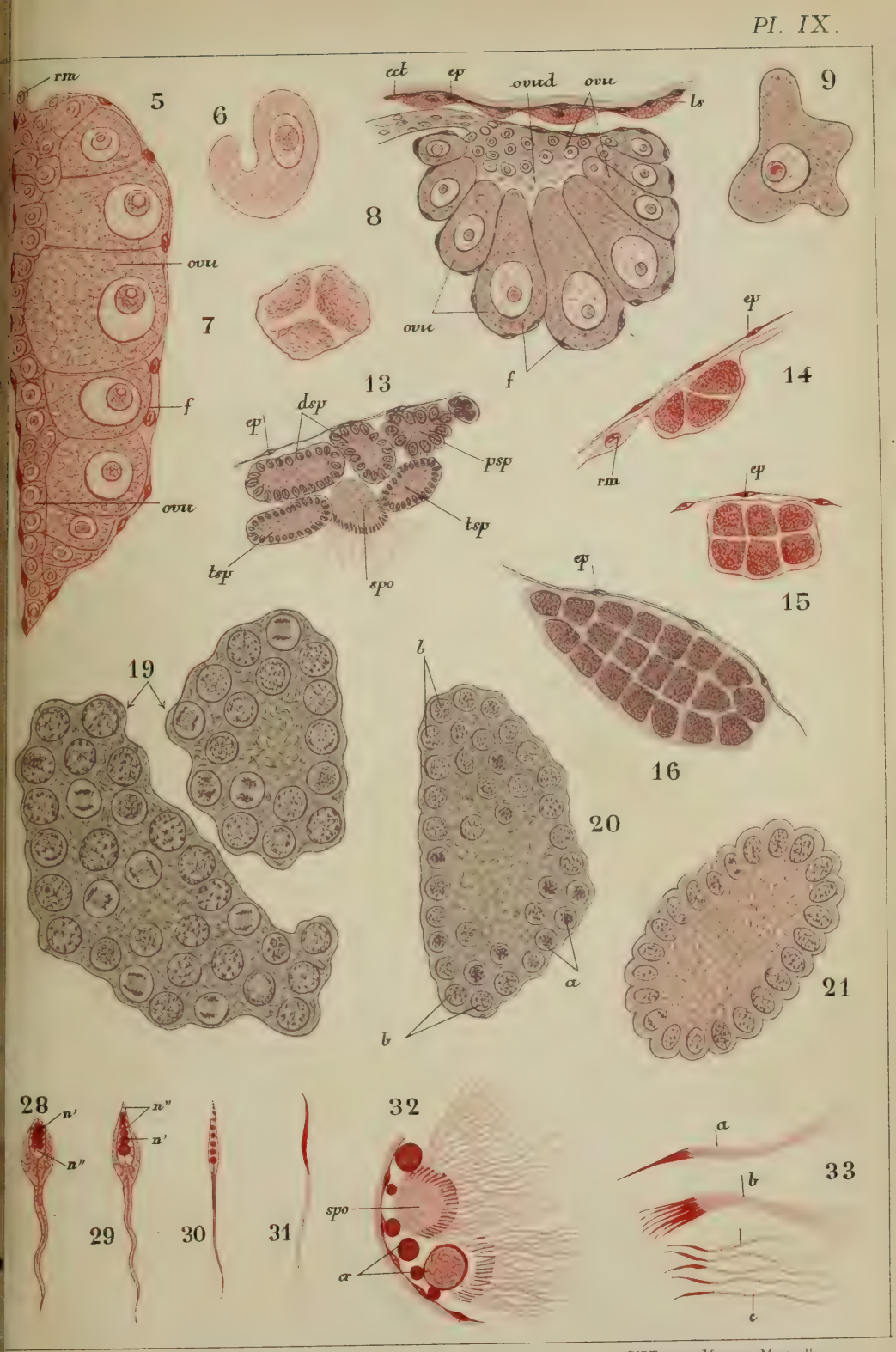
L. CALVET, ad nat. del.



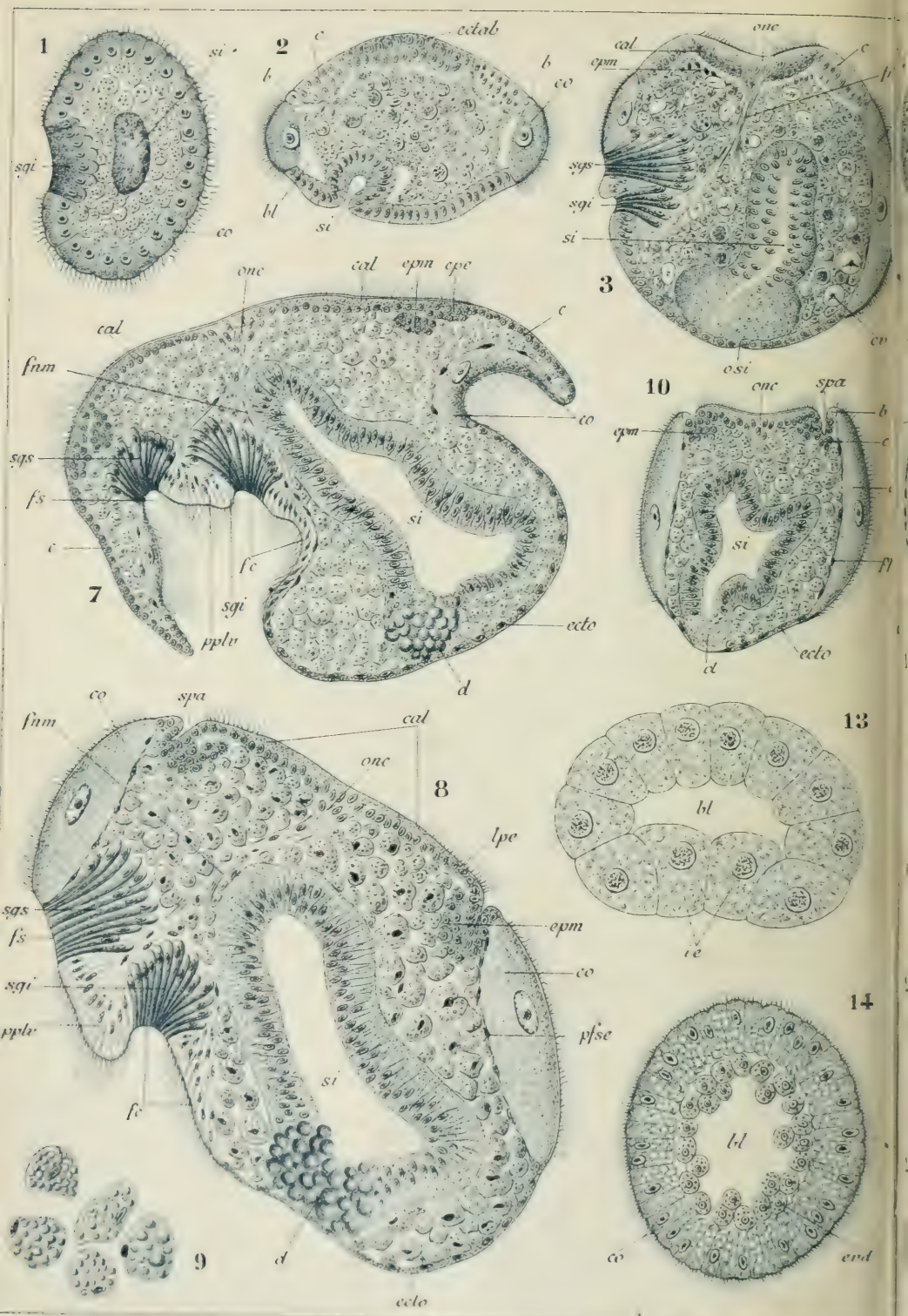
Gve Firmin & Montane_Montpellier



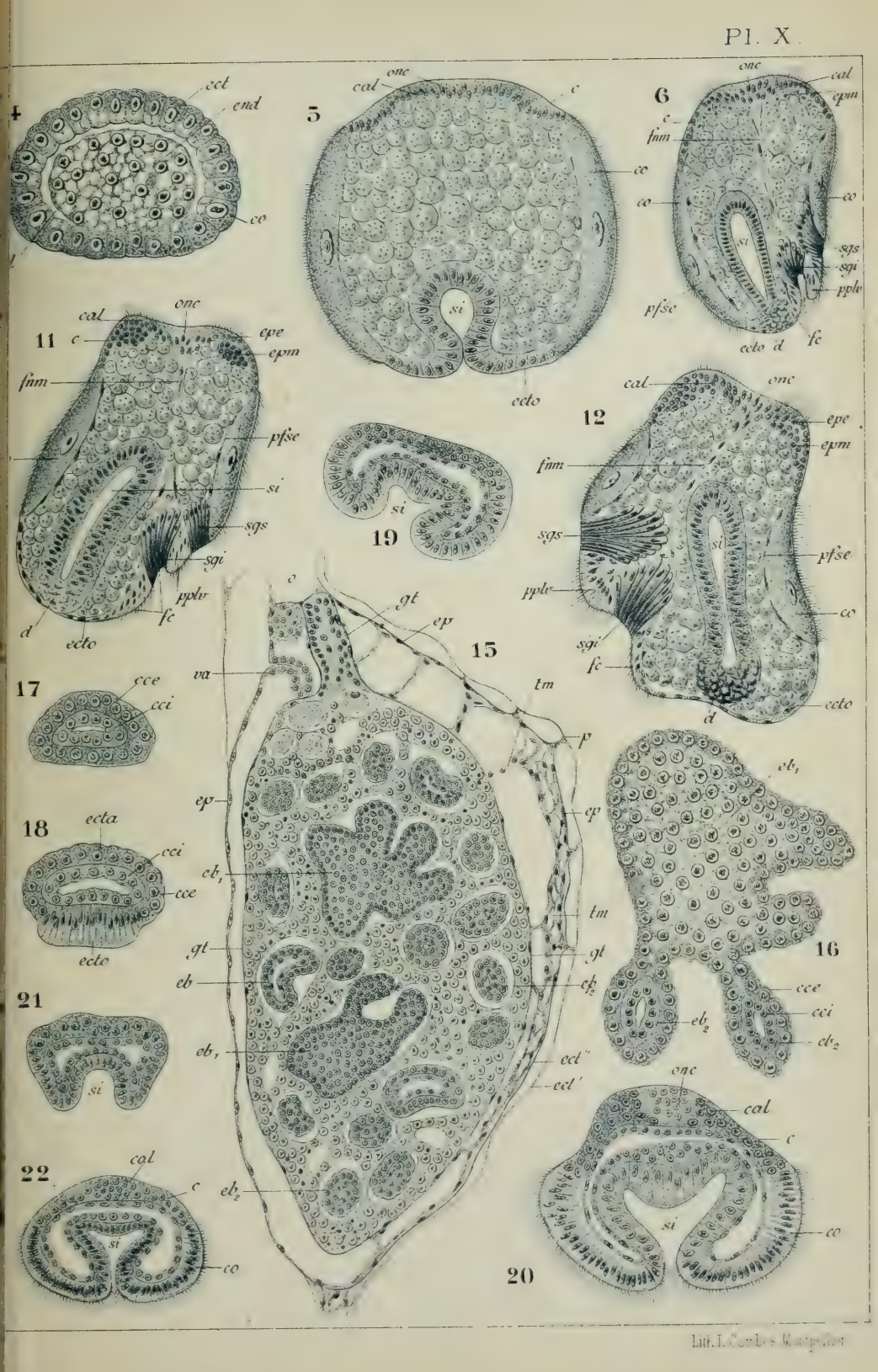
L. CALVET, ad.nat.del



Gve Firmin & Montane - Montpellier

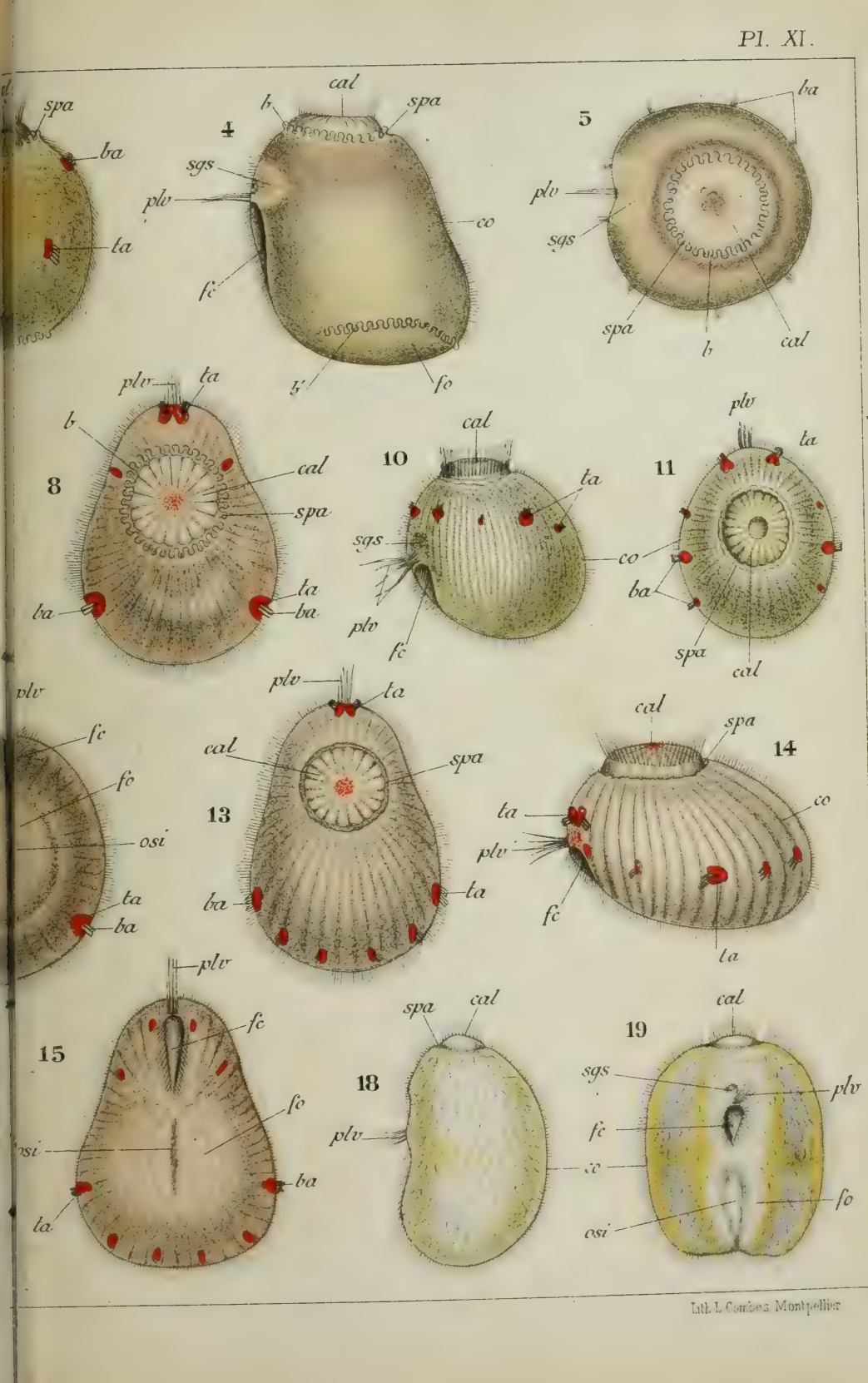

1
si
sqi
co
2
c
ectob
b
b
co
bl
si
3
onc
cal
epm
c
fr
sqs
sqi
si
cv
osi
7
cal
onc
cal
epm
cpe
c
fnm
co
sqs
fs
si
c
fc
sqi
ppbv
ecto
d
10
onc
spa
b
epm
c
si
fl
ecto
d
8
co
spa
fnm
cal
onc
lpe
sqs
fs
epm
sqi
co
ppbv
pfse
si
fc
d
ecto
9
13
bl
ie
14
bl
co
evd

L. CALVET



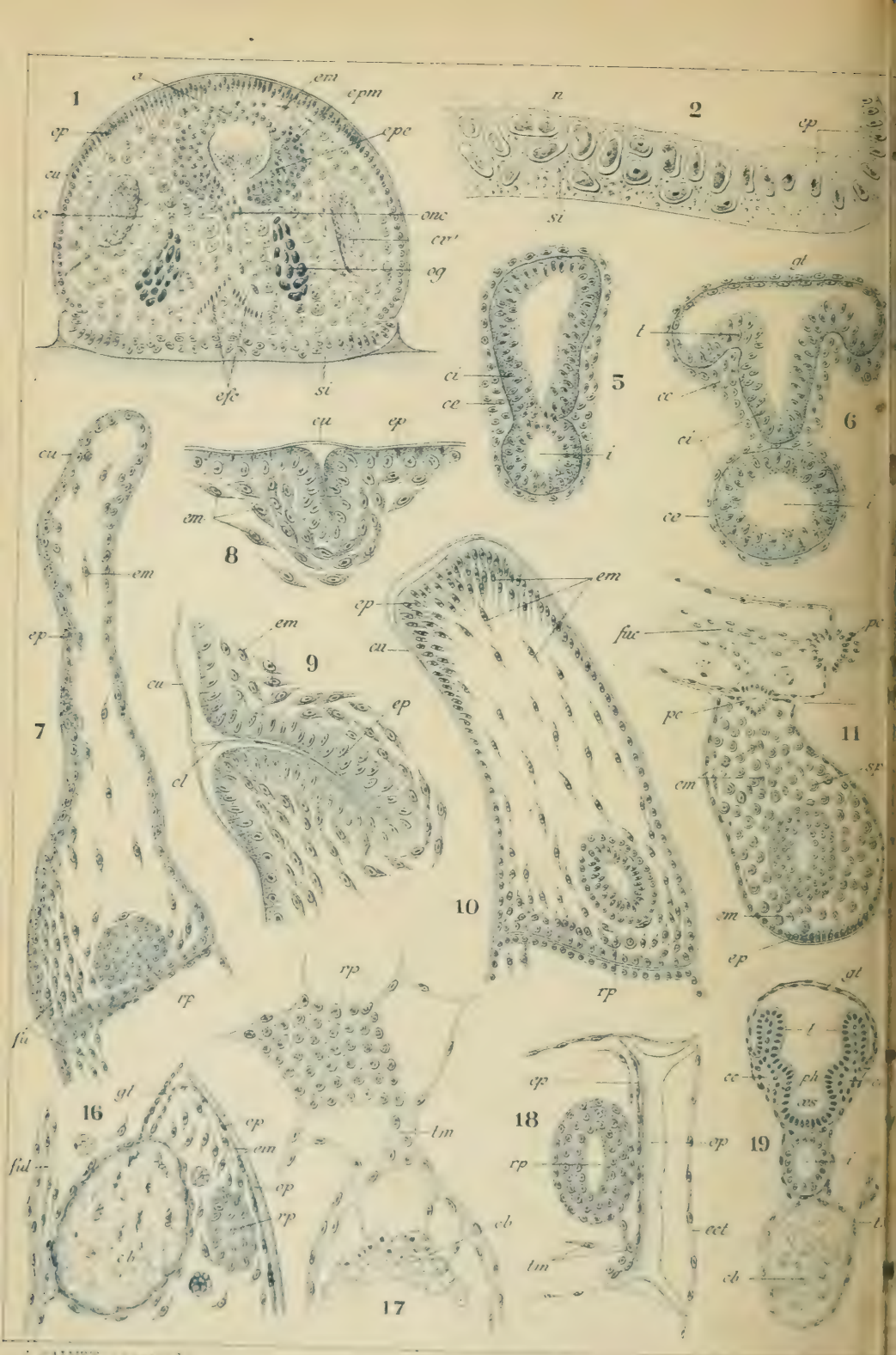
Lith. J. Cowles Kempster

L. CALVET del. et lith.



Lith. L. Combes Montpellier

2
6
8
7
9
14
17
15
16
3


1
a
em
epm
ep
epc
cu
ce
onc
cv'
og
efc
si
2
n
ep
si
3
ci
ce
i
4
gt
t
ce
ci
i
ce
5
cu
ep
em
6
cu
em
ep
7
em
ep
cu
cl
9
ep
em
cu
10
em
ep
rp
fuc
pc
pc
11
cm
sp
em
ep
rf
fu
rp
tm
cb
17
16
gt
cp
em
fid
cp
rp
ch
18
cp
rp
cp
ect
tm
cb
19
gt
t
ce
ph
ms
i
t
cb

L. CALVET

3
cp
epm
cv
cpe
cv'
co
pf'se
st
cnc
rf'se
4
cu
ep
cm
rp
l
gt
t
13
cu
ep
cm
rp
rp
cb
tm
14
sp
fuc
pe
sp
l
ces
ph
t
mupv
mupv
ce
gt'
gt'
cp
15
rp
tm
tm
cb
22
ect''
ect'
gt'
ce
cp
ci
b
fmc
d
gt
20
gt'
cp
gt
h
ce
ci
gt
t
21
gt'
cp
d
rp
av
t
tm
cb
psl
fc
23
cave
cb

UNIVERS

Réseau de bibliothèques
Université d'Ottawa
Échéance

Library Network
University of Ottawa
Date Due

a39003 006006000b